

CONCEPTOS CLAVES EN BIOLOGIA

Andrea Armendano
Alda González
Sergio Martorelli



2015

INDICE

Resumen	4
Capítulo I	
La naturaleza de la materia	5
Átomos y moléculas	5
Enlaces químicos	7
Agua estructura y propiedades	11
Moléculas orgánicas e inorgánicas	14
Capítulo II	16
Macromoléculas biológicas	
Carbohidratos	16
Moléculas insolubles en agua: Lípidos	20
Proteínas	23
Energía, enzimas y metabolismo	25
Capítulo III	28
Moléculas de la herencia	
Ácidos Nucleicos	29
Estructura y función del ADN	31
Replicación	33
Estructura del ARN	37
Código Genético	39
Síntesis de Proteínas. Transcripción	40
Traducción	44
Composición de los cromosomas	46
Proyecto genoma Humano y los nuevos desafíos de la genética	49
Los desafíos de la Biología Molecular en el Siglo XX	50
Capítulo IV	53
Evidencias del proceso evolutivo	
Origen de la Vida- Teorías	53
Evolución Biológica: Conceptos históricos y estado actual de su conocimiento	57

Las Primeras Ideas de Cambio	58
Lamarck y la primera Teoría Evolutiva	58
Darwin-Wallace y la Evolución por Selección Natural	60
Teoría sintética de la Selección Natural: Neodarwinismo	63
Otras Teorías Evolucionista Neodarwinianas	66
Teoría del Equilibrio Puntuado o Saltacionismo	66
Teoría Neutral de la Evolución	67
Variabilidad genética: mutaciones, recombinación, flujo génico, deriva génica	70
Origen de las especies - Concepto	75
Tipos de Especiación	77
Selección natural	78
Microevolución y Macroevolución. Evolución Gradual y Discontinua	79
	82
Capítulo V	85
Clasificación de los organismos	
Concepto de "Bauplan"	85
Niveles de organización	86
Criterios de clasificación	87
Categorías taxonómicas	89
Nomenclatura zoológica	94
Características de los animales	97
Glosario	100
Bibliografía	109
Autores	111

RESUMEN

El conocimiento de la organización de la materia es indispensable para comprender la estructura y función de los seres vivos. Justamente las interrelaciones entre los átomos y las moléculas, son las que permiten el desarrollo de todas las funciones vitales de los organismos animales. En el Capítulo I se abordan los elementos constituyentes de la materia: átomos y moléculas, sus diferentes enlaces químicos y las diferencias entre las moléculas orgánicas e inorgánicas, entre ellas el agua.

Los organismos animales están constituidos por miles de moléculas orgánicas diferentes, que se agrupan en cuatro categorías principales: carbohidratos, lípidos, proteínas o ácidos nucleicos. En el Capítulo II se describen la estructura, los principales grupos funcionales constituyentes, las propiedades y las funciones de estos componentes orgánicos.

La información genética que controla la vida de cada célula está contenida en sus cromosomas, más específicamente en su ADN, codificándose y transfiriéndose de generación en generación. En el Capítulo III se detallan las bases moleculares del ADN, cómo utiliza la célula la información genética, los procesos de replicación, transcripción y traducción.

A lo largo de miles de millones de años surgieron las especies a partir de otras preexistentes por un proceso llamado de "descendencia con modificación" o "evolución". En el Capítulo IV se desarrollan los principios y las principales evidencias del proceso evolutivo. Se establecen las distintas fuentes de variabilidad sobre las que actúa la selección natural.

Una de las características de la naturaleza es la gran diversidad de organismos que la componen. La taxonomía, es la ciencia que se encarga de la búsqueda del orden natural, mediante la cual se clasifican los organismos y se colocan en categorías jerárquicas. En el Capítulo V se especifican los criterios actuales de clasificación, las categorías taxonómicas y los principios nomenclaturales.

Palabras clave: materia, macromoléculas orgánicas, evolución, sistemática.

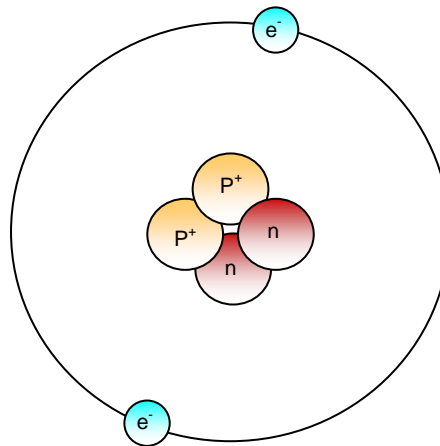
CAPITULO I

LA NATURALEZA DE LA MATERIA

Átomos y moléculas

Todo lo que compone nuestro mundo, incluidos nosotros mismos, está formado por materia. Esta última, está compuesta por partículas llamadas *átomos* que constituyen la menor unidad de materia que existe en la naturaleza y que puede intervenir en una reacción química (Fig. 1-1). Cada átomo está formado por un núcleo central, que posee *protones* con cargas positivas y *neutrones* sin carga, y en torno al núcleo, en los orbitales, se distribuyen los *electrones* de carga negativa. Un *orbital* es entonces aquella zona alrededor del núcleo donde es posible encontrar un electrón. Estos espacios tridimensionales corresponden a diferentes niveles energéticos. Los más cercanos al núcleo son los más pequeños y puede contener hasta dos electrones. El segundo nivel hasta ocho electrones y así sucesivamente. Se completan primero los niveles más cercanos al núcleo y una vez completos, se van llenando los otros. Por ejemplo, el átomo de Carbono que tiene seis electrones, completa el 1º nivel y presenta los otros cuatro electrones en el 2º. Los núcleos constituyen las partes estables (a excepción de los átomos radiactivos), que resisten las alteraciones de fuerzas externas y la acción de fuentes energéticas (calor, luz, electricidad). Por el contrario las capas de electrones son dinámicas, permitiendo la unión entre los átomos, ganando, perdiendo o compartiendo electrones.

Fig. 1-1 Representación del átomo de Helio (He)



Helio (He)

Debido a que los átomos aislados presentan la misma cantidad de protones que de electrones, son eléctricamente neutros, pero en ciertas circunstancias, pueden ganar o perder electrones y de esa manera cargarse positiva o negativamente. Cuando los átomos adquieren carga eléctrica se los llama *iones*, y se clasifican según su carga en *cationes* (+) positivos y *aniones* (-) negativos.

En la Naturaleza existen 92 tipos de átomos distintos. Cada uno constituye la unidad estructural de los *elementos*, donde la cantidad de protones que aparecen en el núcleo, es decir, su *número atómico*, que se simboliza como Z , es distinto para cada elemento, lo que le otorga propiedades características.

La cantidad de protones y neutrones que posee un átomo en su núcleo se llama *número másico* y se simboliza con A . Se sabe que existen átomos de un mismo elemento que tienen igual Z y distinto A , debido a que varían en la cantidad de neutrones que presentan. A estos átomos se los llama *isótopos*, algunos de los cuales son radiactivos (se desintegran espontáneamente, liberando energía) y se los utiliza como marcadores de procesos biológicos.

La mayoría de los elementos son muy escasos en la Tierra, y en los seres vivos. Entre los que se presentan en un mayor porcentaje se destacan, el

oxígeno (O), el carbono (C), el hidrógeno (H), el nitrógeno (N), el calcio (Ca) y fósforo (P).

Las uniones de dos o más átomos forman las *moléculas*. Estas últimas pueden contener átomos de un mismo elemento o de dos o más tipos distintos. Si los átomos que forman las moléculas de una sustancia son iguales, se dice que se trata de *sustancias simples*. Son ejemplos las moléculas de oxígeno, formadas por dos átomos (O_2) o las de hidrógeno (H_2). Por el contrario, si los átomos que forman las moléculas de una sustancia son diferentes, corresponden a *sustancias compuestas*, como en el caso del agua (H_2O), constituida por dos átomos de hidrógeno y uno de oxígeno; el dióxido de carbono (CO_2), formado por dos átomos de oxígeno y uno de carbono; etc.

Enlaces químicos

Los átomos reaccionan con otros si su capa de electrones está parcialmente llena y se dice que son *reactivos*. Por el contrario, si la capa de electrones está completamente vacía o llena, no reaccionan y se denominan *inertes*. Por eso, los átomos que presentan las capas externas de electrones incompletas pueden ganar, perder o compartir electrones con otros, a fin de lograr estabilidad, lo que a su vez, genera fuerzas de atracción que comúnmente se denominan *enlaces químicos* (Tabla 1-2). Justamente, las reacciones químicas, responsables de crear y/o romper estos enlaces para formar nuevos compuestos son primordiales para el mantenimiento y funcionamiento de los procesos vitales.

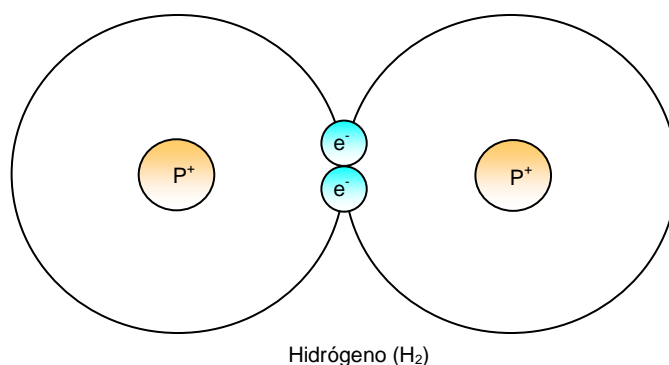
Los átomos al perder o ganar electrones quedan desbalanceados en la cantidad de protones y electrones, por lo tanto, se cargan eléctricamente transformándose en iones. Como las cargas opuestas se atraen, los iones se unen mediante enlaces débiles, que fácilmente se rompen, denominados *enlaces iónicos* (Tabla 1-1). Un ejemplo lo constituyen los iones (Na^+), con carga positiva y que presenta un solo electrón en su capa externa y los iones (Cl^-), con carga negativa y presentan siete electrones en su capa externa. El

(Na⁺) tiende a ceder su electrón al (Cl⁻), estabilizándose, ya que la capa externa del (Na⁺) queda vacía y la del (Cl⁻) se llena, formando Cloruro de Sodio o sal de mesa (ClNa), a través de enlaces iónicos débiles, que se rompen fácilmente al disolverse la sal en agua.

En otros casos, los átomos con las capas externas de electrones incompletas, comparten electrones con otros formando otro tipo de enlaces llamados *covalentes*, que son más fuertes y forman las uniones de la mayoría de las moléculas biológicas ej. hueso, celulosa, proteínas, azúcares, etc. Así el hidrógeno puede formar un enlace covalente con un átomo más, el oxígeno y el azufre con dos más, el nitrógeno con tres más, y el fósforo y el carbono hasta cuatro más. También se pueden formar dobles y triples enlaces aumentando la variabilidad y las funciones de los compuestos que forman.

Además si los electrones compartidos pasan el mismo tiempo cerca de los núcleos, la molécula es eléctricamente neutra y por consiguiente, sus extremos o polos también. Estas uniones simétricas se denominan *enlaces covalentes no polares* como suceden en los gases hidrógeno (H₂) (Fig. 1-2) y oxígeno (O₂).

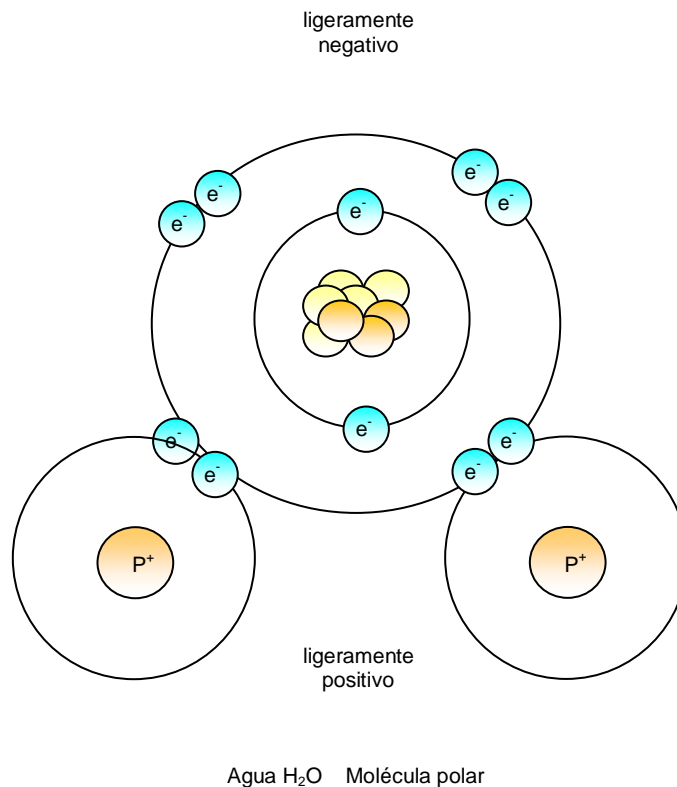
Fig. 1-2 Enlace covalente no polar



En otras moléculas, los núcleos de los átomos que las forman, al diferir en las carga positivas, unos atraen más a los electrones que otros, lo que origina los *enlaces covalentes polares* (Fig. 1-3). El agua (H₂O) es un ejemplo, como el oxígeno atrae electrones con más fuerza, el extremo de la molécula donde este

se encuentra es negativo y donde está cada hidrógeno es positivo. Debido a esta polaridad las moléculas de agua se atraen mutuamente y a esta atracción eléctrica se la denomina *puentes de hidrógeno*. Estos últimos no solo aparecen en el agua sino también en otros compuestos de importancia biológica como proteínas, ADN, ARN, etc. Las partes polares de las moléculas pueden formar puentes de hidrógeno con agua, con otras moléculas biológicas o con las partes polares de sí mismas.

Fig. 1-3 Enlace covalente polar



Los lípidos y aceites son sustancias no polares, es decir sin carga eléctrica, por lo que no se disuelven en agua y se las denomina hidrofóbicas. Cuando las moléculas de aceite se encuentran en el agua, rompen la formación de los puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua adyacentes.

Enlaces débiles	Enlaces iónicos entre iones de cargas opuestas que se atraen
	Puentes de hidrógeno entre átomos de hidrógeno que participan en un enlace covalente polar y otros átomos que participan en otros enlaces covalentes polares
	Interacciones hidrofóbicas se forman debido a que interacciones entre moléculas de agua que excluyen a las moléculas hidrofóbicas
Enlaces fuertes	Covalente polar comparten electrones en forma desigual
	Covalente no polar comparten electrones en partes iguales

Tabla 1-1 Enlaces químicos

Cuando una molécula de aceite encuentra a otras iguales, sus superficies no polares se juntan, quedando rodeadas por las moléculas de agua que forman puentes de hidrógeno entre sí y no con los aceites. Para separarse nuevamente, las moléculas de aceite tendrían que romper los puentes de hidrógeno que unen las moléculas de agua circundantes. Es debido a esto que las moléculas de aceite se mantienen juntas, formando gotitas que flotan en la superficie del agua. Esta tendencia de las moléculas de aceite a agruparse se denomina *interacción hidrofóbica* y es la responsable de la estructura de las membranas celulares.

Agua estructura y propiedades

El agua es una sustancia muy abundante en la Tierra. Forma parte del 60% al 90% de los seres vivos y sus propiedades son indispensables para el desarrollo de los procesos vitales.

El agua puede disolver un gran grupo de sustancias como azúcares, proteínas y sales. Por lo tanto, el agua y, así como otros *disolventes*, forman *soluciones o mezclas homogéneas*, caracterizadas porque no se pueden distinguir sus componentes. Cuando se introduce un cristal de sal en agua, los extremos positivos de las moléculas de agua (donde se encuentran los hidrógenos) atraen a los iones cloruros (Cl^-) (negativos) y los rodean. Por otro lado, los oxígenos de las moléculas de agua (que tienen carga negativa), atraen a los cationes de sodio (Na^+) y los envuelven, de tal manera que impiden las interacciones entre los iones, los que se separan del cristal, se pierden en el agua y entonces se dice que la sal se disuelve.

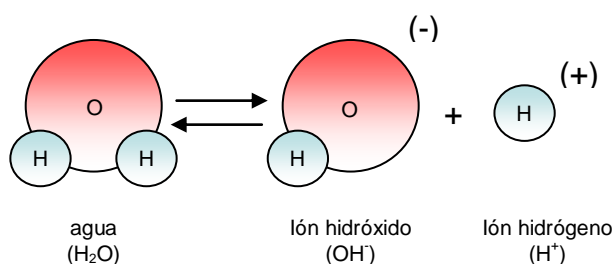
El agua también disuelve moléculas que presentan enlaces covalentes polares. Sus extremos positivos y negativos son atraídos por las cargas opuestas de las moléculas del disolvente. Entre estas sustancias se encuentran los aminoácidos y azúcares y se las denominan *hidrofílicas*. También el agua disuelve gases como el O_2 y el CO_2 , indispensables para la respiración de los animales acuáticos.

Las moléculas de agua además interactúan entre sí, mediante puentes de hidrógeno, y otorgan al agua líquida una gran *cohesión*. Esto origina *tensión superficial*, es decir, la resistencia que opone la superficie a ser rota y permite el desplazamiento sobre el agua, sin hundirse, de algunos insectos, arañas y lagartijas. La cohesión también permite el desplazamiento del agua por el interior de las plantas desde la raíz hacia las hojas. A medida que las moléculas de agua se evaporan en las hojas, tiran de las demás, permitiendo el ascenso de las otras moléculas, como si formaran parte de una cadena que sube por los delgados tubos internos de los tallos, en contra de la fuerza de gravedad.

Otra propiedad del agua es la *adhesión*, que es la capacidad de pegarse a superficies polares. Esto justamente facilita el movimiento del agua dentro de espacios pequeños, tal es el caso del desplazamiento del agua en las plantas, desde la raíz hacia las hojas descripto anteriormente.

Si bien el agua se considera un compuesto estable, moléculas individuales de agua se pueden ionizar, es decir, se dividen en iones hidrógeno (H^+) e hidróxido (OH^-) (Fig. 1-4). Las soluciones donde la concentración de (H^+) supera a los (OH^-) se llaman *ácidas*. Los ácidos liberan (H^+) cuando se disuelven en agua, por lo tanto estas soluciones tendrán exceso de (H^+). Por el contrario, las soluciones donde la concentración de (OH^-) supera a los (H^+) se llaman *básicas*. Las bases son sustancias que se combinan con los (H^+) y por lo tanto, reducen su número.

Fig. 1-4 Ionización del agua



La acidez de una solución se mide mediante el pH, que le asigna a la neutralidad el valor 7, es decir que existe la misma cantidad de (H^+) y de (OH^-). Valores superiores, entre 8 – 12, indican mayores concentraciones de (OH^-), es decir, soluciones desde ligera hasta fuertemente básicas. Los valores entre 6 -1 indican mayores concentraciones de (H^+) y por ello, soluciones desde ligeramente hasta fuertemente ácidas.

En los seres vivos es importante que los valores de pH se mantengan neutros, lo que se logra a través de compuestos denominados *amortiguadores* o *buffers*, que tienen la capacidad de liberar o captar (H^+). Si la concentración de (H^+) es alta los amortiguadores se combinan con ellos y si la concentración

de (H^+) es baja, los liberan. El bicarbonato (HCO_3^-) y fosfato (H_2PO_4^-) son buffers comunes presentes en los animales.

El agua también modera los efectos de los cambios de temperatura, lo que permite a los seres vivos mantener su temperatura corporal dentro de los límites tolerables. Las temperaturas altas pueden dañar a las enzimas responsables de llevar a cabo reacciones químicas vitales; las bajas temperaturas también pueden afectar a las enzimas ya que hacen que funcionen más lentamente y las temperaturas bajo cero pueden originar cristales de hielo que rompen las células. En general, cuando ingresa energía calórica a un sistema aumenta la velocidad de las moléculas y la temperatura sube. En el caso del agua, el calor que ingresa primero se utiliza en romper los puentes de hidrógeno que se forman entre las moléculas, y luego en acelerar las moléculas. Por lo tanto, se requiere más energía (1 caloría de energía por gramo de agua) para elevar 1°C su temperatura, mientras que para las rocas comunes se requiere solamente 0,02 calorías.

En el caso de las temperaturas altas, el agua también actúa como moderador, ya que, se requiere mucha energía para transformar el agua líquida en vapor. Solo las moléculas más aceleradas pueden romper los puentes de hidrógeno y escapar al aire, mientras que el resto del líquido se enfría porque pierde esas moléculas de alta energía. De esta manera funciona el sudor, que permite al evaporarse pérdida de calor sin demasiada pérdida de agua.

A temperaturas bajo cero, se requiere una gran cantidad de energía para que el agua líquida se transforme en hielo. Por eso, el agua se congela más lentamente que otros líquidos y cede más calor al ambiente cuando lo hace. La mayoría de los líquidos son más densos cuando se solidifican, sin embargo en el caso del agua, el hielo es menos denso que el agua líquida por lo tanto flota y forma una capa aislante, que evita el congelamiento del resto del agua que se encuentra debajo.

Moléculas inorgánicas y orgánicas

A las moléculas se las suele clasificar en *inorgánicas* y *orgánicas*, las primeras incluyen al dióxido de carbono (CO_2) y a todos los compuestos que no tienen carbono como por ej. el agua y las segundas, son las que presentan un esqueleto de carbono. Estas últimas pueden presentar formas complejas, cadenas, anillos, ramificaciones, etc. a las que se adicionan los *grupos funcionales*, que son grupos de átomos menos estables que el esqueleto de carbonos y que son los que intervienen en las reacciones químicas.

Grupo funcional	Moléculas donde se encuentran
Hidrogeno (-H)	En la mayoría de las moléculas orgánicas
Hidroxilo (-OH)	Carbohidratos, alcoholes, ácidos nucleicos, esteroides y algunos ácidos
Carboxilo (-COOH)	Aminoácidos y ácidos grasos
Amino (-NH ₂)	Aminoácidos y ácidos nucleicos
Fosfato (-H ₂ PO ₂)	Fosfolípidos y ácidos nucleicos
Metilo (-CH ₃)	Especialmente en lípidos

Tabla 1-2 Principales grupos funcionales de las moléculas biológicas

Estos grupos aparecen en prácticamente todos los compuestos orgánicos de todos los tipos de organismos. Estos compuestos se sintetizan a través de la combinación de átomos individuales o mediante la unión de moléculas pequeñas preformadas, llamadas *monómeros*, que se usan como subunidades para sintetizar *polímeros*, es decir cadenas más largas. Durante estos procesos de formación se llevan a cabo reacciones químicas de *síntesis por deshidratación*, que generan agua como subproducto. Los procesos inversos

de *hidrólisis*, mediante la presencia de agua pueden romper las grandes moléculas en sus subunidades.

A pesar de la gran complejidad de todas las formas vivientes es destacable que a todas las moléculas biológicas se las puede agrupar en cuatro categorías fundamentales: hidratos de carbono, proteínas, lípidos y ácidos nucleicos.

CAPITULO II

MACROMOLÉCULAS BIOLÓGICAS

Carbohidratos

Los carbohidratos son azúcares, solubles en agua, compuestos por carbono (C), hidrógeno (H) y oxígeno (O) en una relación 1:2:1. Su fórmula química general es $(CH_2O)_n$, donde n representa el número de carbonos del esqueleto. Se los clasifica en *monosacáridos*, formados por una sola molécula de azúcar, *disacáridos* formados por dos y *polisacáridos* formados por muchos azúcares. Algunos hidratos de carbono, como los almidones y azúcares son fuentes de energía para la mayoría de los organismos. Algunos polisacáridos, como la celulosa, quitina y otros, proporcionan soporte a determinadas células e incluso a la totalidad del cuerpo de plantas, insectos, algunas bacterias y hongos.

Los *monosacáridos* de importancia biológica tienen entre cuatro a seis átomos de carbono y grupos funcionales hidrógeno (-H) e hidroxilo (-OH). De acuerdo a la cantidad de carbonos se las denomina tetrasas, pentosas y hexosas. Entre estas últimas se destacan la glucosa o dextrosa ($C_6H_{12}O_6$) (Fig. 2-1), que es la más común de los seres vivos y que está presente en casi todas las cadenas de polisacáridos. Otras hexosas son la fructosa, galactosa (Fig. 2-2) y lactosa. También son de crucial importancia las pentosas ribosa y desoxirribosa que forman parte de los ácidos nucleicos ARN y ADN (Fig. 2-3)

Fig. 2-1 Glucosa

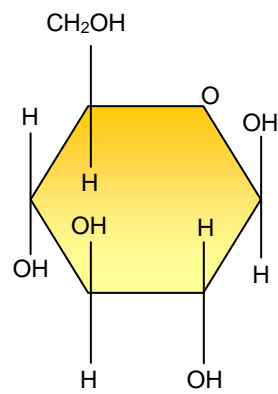


Fig. 2-2 Fructosa y galactosa

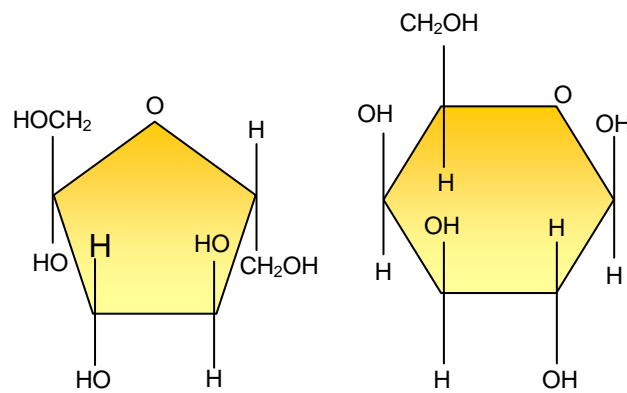
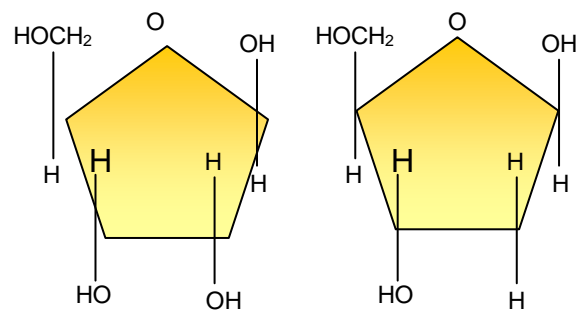
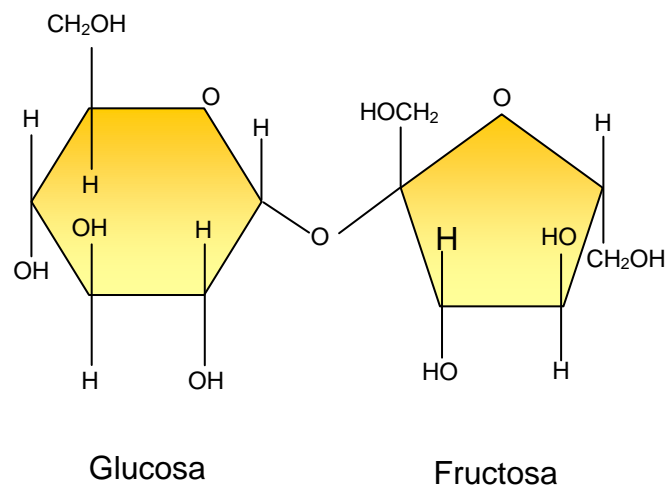


Fig. 2-3 Ribosa y desoxirribosa



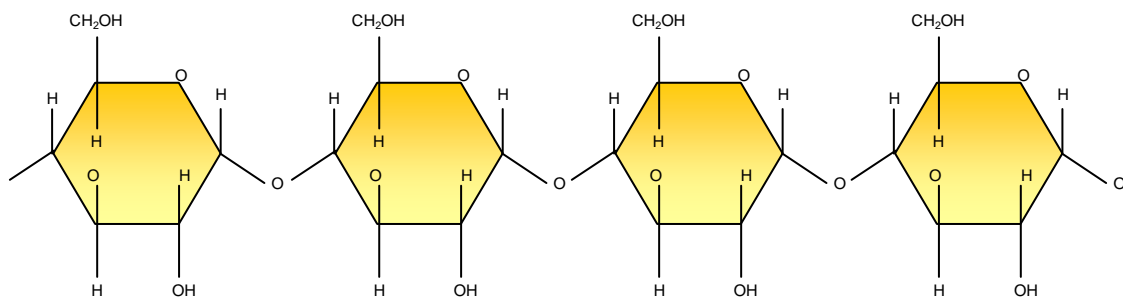
Los *disacáridos* se forman a partir de la unión de dos monosacáridos por procesos de síntesis con deshidratación (pérdida de moléculas de agua), como la sacarosa (glucosa más fructosa) (Fig. 2-4). Otros disacáridos comunes son la lactosa (glucosa más galactosa) y maltosa (glucosa más glucosa).

Fig. 2-4 Sacarosa



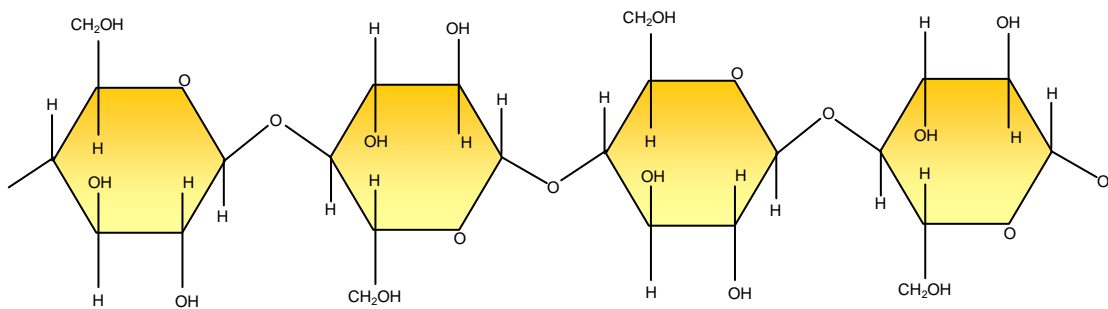
Entre los *polisacáridos* más comunes se encuentran el glucógeno y el almidón (Fig. 2-5), que constituyen sustancias de reserva de energía a largo plazo de los animales y plantas respectivamente. Están formadas por grandes cadenas ramificadas de subunidades de glucosas unidas. El glucógeno se acumula principalmente en el hígado y músculos, mientras que el almidón se encuentra en las semillas y raíces de las plantas.

Fig. 2-5 Almidón



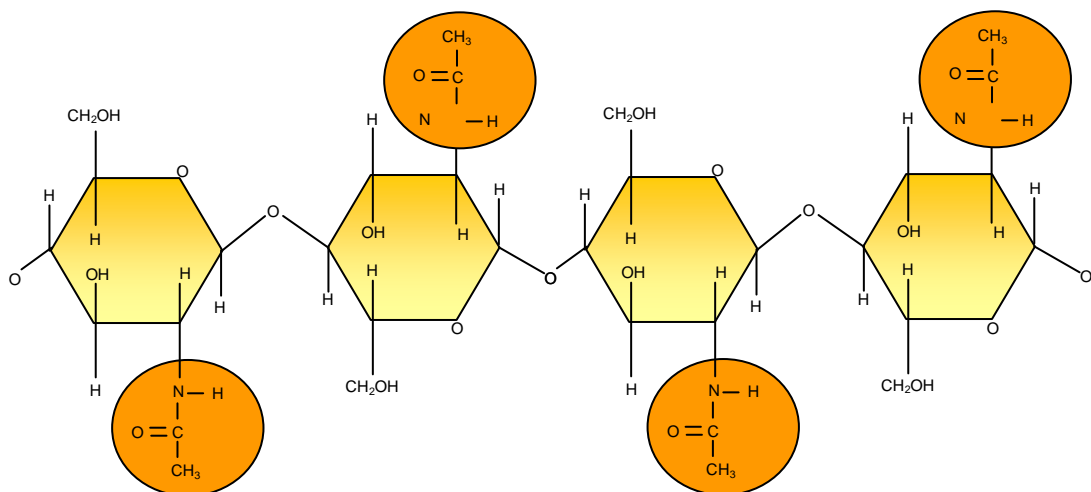
Otro polisacárido importante es la celulosa (Fig. 2-6), que también está formada por cadenas de glucosas pero con una orientación distinta de los enlaces entre las subunidades. Esto impide que las enzimas digestivas de los animales puedan digerirla y por lo tanto, requieren entonces la presencia de ciertos microorganismos simbiotes en sus aparatos digestivos para poder romper los enlaces de la celulosa y liberar las subunidades de glucosa.

Fig. 2-6 Celulosa



Los artrópodos (insectos, arañas, crustáceos) presentan exoesqueletos duros formados por quitina (Fig. 2-7), un polisacárido formado por glucosas con grupos nitrogenados adicionales. También aparece quitina en las paredes celulares de algunos hongos.

Fig. 2-7 Quitina



Muchas otras moléculas se componen parcialmente hidratos de carbono como algunas hormonas, el moco, muchos componentes de la membrana plasmática, los ácidos nucleicos, etc.

Moléculas insolubles en agua: Lípidos

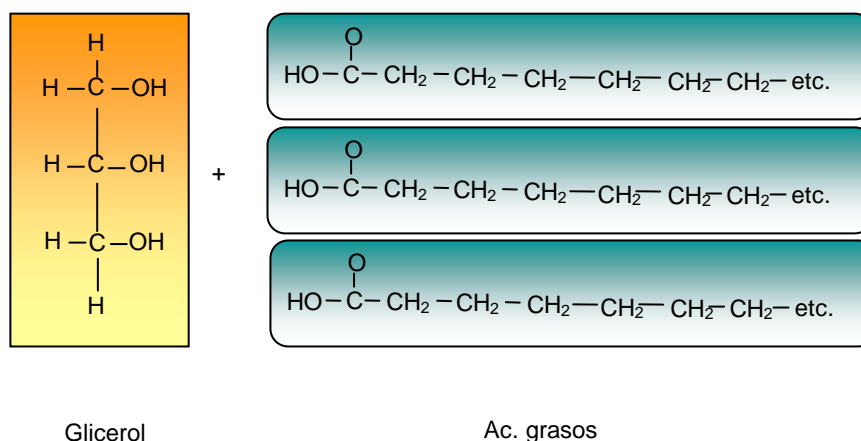
Los *lípidos* son compuestos formados principalmente por carbono e hidrógeno, cuyos enlaces no polares, les otorgan las propiedades de ser insolubles en agua e hidrofóbicos.

Cumplen distintas funciones, tales como, almacenamiento de energía, aislamiento en cubiertas animales y vegetales, componentes de las membranas celulares, hormonas, etc.

Se clasifican en tres grupos principales: *grasas*, *fosfolípidos* y *esteroides*. Las *grasas* están formadas exclusivamente por átomos de carbono, hidrógeno y oxígeno. Presentan estructura lineal y en general contienen una o más subunidades de *ácidos grasos*. Éstas son largas cadenas de carbonos e hidrógenos que cuentan con un grupo carboxilo (-COOH) en uno de sus extremos. A esto se suma una molécula de *glicerol*, formada por tres carbonos unidos a un grupo hidroxilo (-HO) cada uno (Fig. 2-8). Estos componentes se diferencian, a su vez, en ceras, aceites y grasas propiamente dichas. Todos tienen composición similar y almacenan gran cantidad de energía a largo plazo tanto en las plantas como animales. Las *ceras* constituyen aislantes en los tallos y hojas de los vegetales, en las cutículas de insectos, en las colmenas de abejas y pelos de mamíferos. Los *aceites y grasas* se conocen también como *triglicéridos*, debido a que presentan la molécula de glicerol unida a tres ácidos grasos.

En las grasas (manteca, tocino, sebo, etc.) los ácidos grasos presentan enlaces simples entre los átomos de carbono (C) y por lo tanto, todos los demás enlaces están ocupados por hidrógenos (H). Es por esto que se dice que estos ácidos grasos están *saturados*, es decir, que están “llenos” de (H).

Fig. 2-8 Estructura de los triglicéridos, glicerol más tres ácidos grasos.



La forma que adoptan es recta y pueden disponerse muy juntos en el espacio, de tal manera que, las grasas son sólidas a temperatura ambiente.

Los *aceites*, por el contrario, presentan ácidos grasos con enlaces dobles, con menos átomos de (H), llamados *insaturados*. Estos enlaces producen flexiones en las moléculas, de tal manera que, las moléculas de aceites quedan separadas entre sí, lo que hace que estén en estado líquido a temperatura ambiente. En general, se encuentran en las semillas de las plantas ya que son utilizados durante el desarrollo embrionario.

Otros lípidos importantes son los *fosfolípidos*, constituyentes fundamentales de las membranas celulares. Son similares en su constitución a los triglicéridos, es decir, formados por glicerol y dos ácidos grasos, ya que el tercero es reemplazado por un grupo fosfato unido a otro grupo funcional con nitrógeno. Estos últimos forman la llamada "cabeza polar", ya que presenta carga eléctrica, y por lo tanto, es soluble en agua. Los fosfolípidos entonces cuentan con dos porciones: una cabeza *hidrofílica*, es decir que tienen afinidad por el agua y las colas no polares de los ácidos grasos *hidrofóbicas*, que repelen el agua (Fig. 2-9).

Fig. 2-9 Fosfolípido

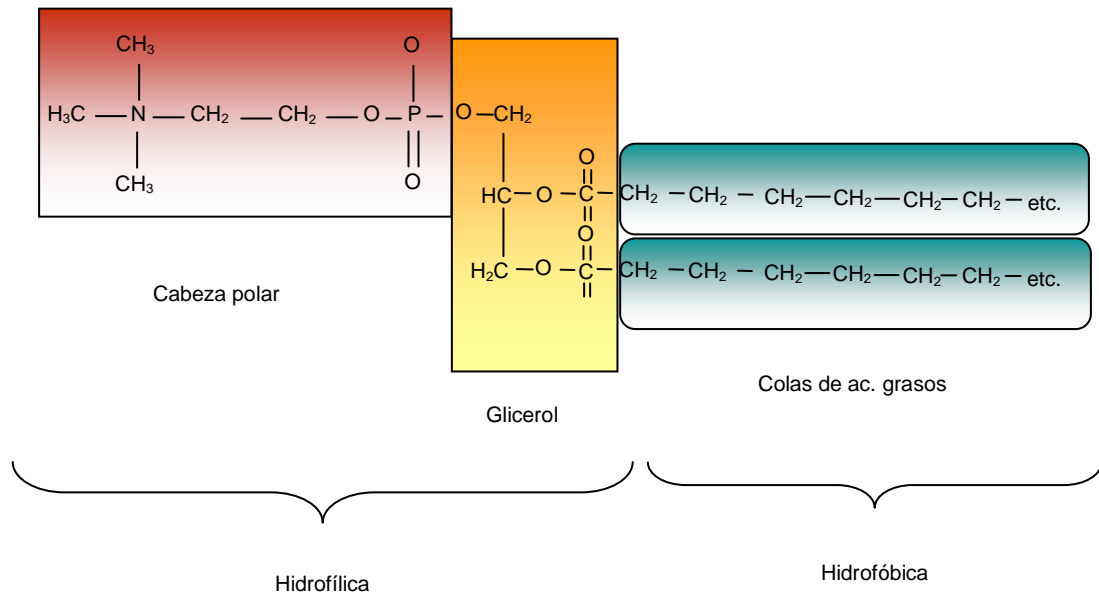
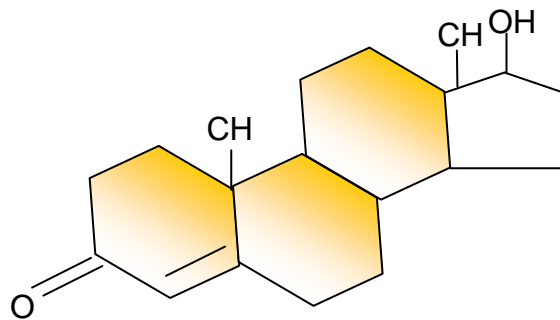


Fig. 2-10 Testosterona



Los *esteroides* son otros tipos de lípidos que varían estructuralmente de los mencionados anteriormente, ya que están formados por cuatro anillos de carbono, a los que se unen distintos grupos funcionales. Entre ellos se destacan el *colesterol* (se encuentra en las membranas celulares animales,

yema de huevo), *testosterona* (Fig. 2-10), *progesterona*, *estradiol* (hormonas sexuales), etc.

Proteínas

Las *proteínas* son moléculas de gran tamaño constituidas por una o más cadenas de *aminoácidos*. En la naturaleza existen alrededor de 20 aminoácidos que presentan la misma estructura formada por un carbono central con cuatro grupos funcionales distintos: un grupo amino ($-\text{NH}_2$), un hidrógeno, un grupo carboxilo ($-\text{COOH}$) y un grupo R (variable) (Fig. 2-11). Según el grupo R algunos aminoácidos pueden ser hidrofóbicos (cuando presentan grupos R no polares, insolubles en agua); hidrofílicos (cuando presentan grupos R polares, solubles en agua) o pueden presentar grupos con azufre como la cisteína; etc. Estos grupos R le confieren a los distintos aminoácidos diferentes propiedades físicas y químicas (carga eléctrica, solubilidad, tamaño, etc.)

La función que cumplen las proteínas en los distintos organismos es muy variada. Algunas presentan función de almacenamiento (ej. la caseína de la leche o la albúmina de la clara de huevo), movimiento (ej. la actina y la miosina del tejido muscular), estructural (ej. colágeno y elastina de la piel, queratina del pelo, cuernos, uñas), transporte (ej. hemoglobina de la sangre). Algunas hormonas, anticuerpos y venenos animales son también de origen proteico (Tabla 2-1).

Las proteínas se forman por procesos de síntesis por deshidratación. La unión entre los aminoácidos se da entre el carbono del grupo carboxilo ($-\text{COOH}$) de uno, con el nitrógeno del grupo amino ($-\text{NH}_2$) del otro, formándose una unión covalente llamado *enlace peptídico* (Fig. 2-12). Los dos aminoácidos ahora unidos forman un *péptido* o cadena corta. Cuando la proteína cuenta con más de 50 aminoácidos se denomina *polipéptido*.

Las cadenas proteicas pueden presentar hasta cuatro niveles estructurales. La estructura primaria está dada por la secuencia de aminoácidos que la

conforman. La queratina del cabello toma una forma enrollada de hélice por la formación de puentes de hidrógeno entre aminoácidos, adquiriendo así una estructura secundaria. Además por la presencia de puentes disulfuro estas hélices se pliegan y adoptan una estructura terciaria tridimensional compleja.

Fig. 2-11 Estructura fundamental de los aminoácidos.

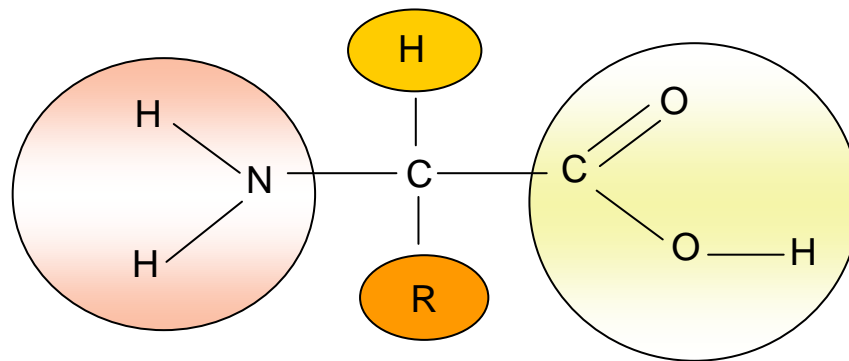
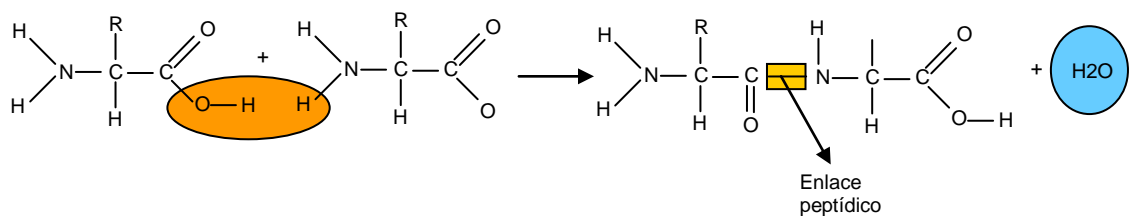


Fig. 2-12 Enlace peptídico



Otras proteínas como la hemoglobina presentan un cuarto nivel o estructura cuaternaria por la presencia de agregados de péptidos que se mantienen unidos por puentes de hidrógeno.

Cuando una proteína pierde su estructura secundaria o terciaria, sin que se rompan los enlaces peptídicos entre los aminoácidos, se dice que se

desnaturaliza y pierde su función. El calor, las radiaciones ultravioletas, los ácidos y sales son los principales factores de desnaturalización.

Función	Proteínas
Almacenamiento	Albúmina, Caseína
Movimiento	Actina, Miosina
Transporte	Hemoglobina
Defensa	Anticuerpos
Estructural	Elastina, Queratina, Colágeno
Mensajeros químicos	Hormonas
Catalización	Enzimas

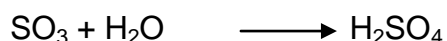
Tabla 2-1. Principales funciones de las moléculas proteicas.

Energía, enzimas y metabolismo

La *energía* se define como la capacidad de realizar trabajo, entendiéndose como tal, desde mover objetos, generar calor, luz y sintetizar compuestos. Se conocen dos tipos de energía, llamadas *cinética* o de movimiento y *potencial* o de almacenamiento, que a su vez se presentan en distintas formas. La primera incluye la luz (movimiento de fotones), el calor (movimiento de moléculas), la electricidad (movimiento de partículas cargadas eléctricamente) y el movimiento de objetos. La potencial se manifiesta como la energía almacenada en los enlaces químicos, o en un animal a punto de atacar a su presa, etc. Bajo las condiciones adecuadas un tipo de energía puede transformarse en otra.

En las reacciones químicas se forman y destruyen los enlaces químicos entre los átomos. En éstas, las sustancias denominadas *reactivos* se transforman en *productos*. En la naturaleza existen distintos tipos de reacciones:

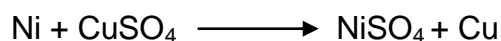
Síntesis o combinación: dos o más sustancias se combinan originando un compuesto. Por ej. el trióxido de azufre con agua origina ácido sulfúrico.



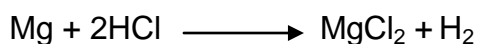
Descomposición: un compuesto se descompone en sustancias más simples. Por ej. el carbonato de calcio al calentarse se descompone en óxido de calcio y dióxido de carbono.



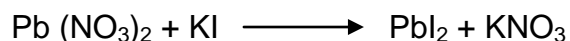
Desplazamiento o sustitución: un elemento reemplaza a otro en un compuesto. Por ej. metales, el níquel desplaza al cobre en el sulfato de cobre.



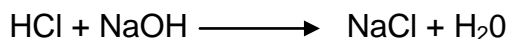
Oxido- reducción o redox: los elementos cambian su número de oxidación cuando sus átomos pasan a formar una nueva sustancia. La oxidación se da cuando una sustancia pierde electrones y se reduce cuando recibe o capta electrones.



Precipitación: en estas reacciones se forman compuestos insolubles en medios líquidos. Por ej. el nitrato de plomo junto al yoduro de potasio precipita como yoduro de plomo.



Neutralización o reacciones ácido- base: un ácido reacciona con una base originando una sal y agua, como el ácido clorhídrico y el hidróxido de sodio.



Por otro lado, hay reacciones químicas que liberan energía llamadas *exergónicas* y otras que requieren energía para producirse *endergónicas*. Generalmente la energía liberada por las primeras se utiliza para impulsar a las segundas, constituyéndose reacciones acopladas, donde intervienen las moléculas portadoras de energía que funcionan como baterías recargables. Uno de los más conocidos es el ATP o trifosfato de adenosina (Ver Capítulo III). Estos compuestos se cargan de energía proveniente de reacciones exergónicas, se desplazan a otra parte de la célula e impulsan otras reacciones endergónicas. Son inestables y transfieren energía temporalmente solo dentro de la célula.

El conjunto de reacciones químicas que se producen en las células se denomina *metabolismo*, que se lo divide en dos procesos antagónicos el *anabolismo* y el *catabolismo*. Los procesos anabólicos son procesos metabólicos de construcción o síntesis, que consumen energía, y de los cuales se obtienen compuestos complejos a partir de otros simples. Los catabólicos implican destrucción de los compuestos complejos en otros más sencillos con liberación de energía.

En general, la velocidad con que se llevan a cabo las reacciones depende de la *energía de activación*, es decir, de cuanta energía se necesita para iniciarla. Si la energía de activación es baja las reacciones se producen de manera rápida y a temperatura ambiente. Cuando la energía de activación es alta se requiere entonces de las *enzimas* y otros *catalizadores* para que se realicen. Los catalizadores aceleran las reacciones, reduciendo la energía de activación, pero sin consumirse ni transformarse. Las enzimas son proteínas que actúan como catalizadores biológicos, que son sintetizadas por las propias células,

altamente específicas y en muchos casos, reguladas por las propias moléculas que intervienen en las reacciones que catalizan.

CAPITULO III

MOLÉCULAS DE LA HERENCIA

Ácidos Nucleicos

Los *ácidos nucleicos* son cadenas largas de *nucleótidos*. Estos últimos son compuestos formados por un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos o pentosa y una base nitrogenada. Existen dos tipos de azúcares que forman los nucleótidos la ribosa y la desoxirribosa (Ver Capítulo II). Las bases nitrogenadas pueden ser *púricas* (adenina y guanina), que son compuestos cíclicos de carbono y nitrógeno formados por anillos dobles (Fig. 3-1) o *pirimídicas* (citosina, timina y uracilo) con un solo anillo (Fig. 3-2).

Fig. 3-1 Bases Púricas

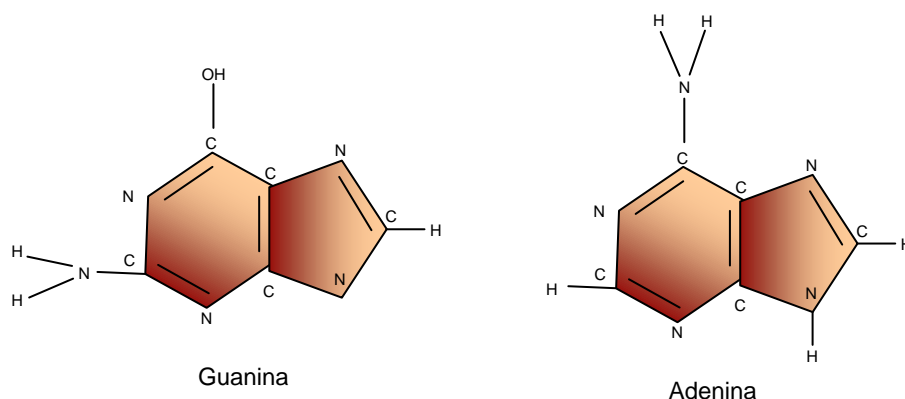
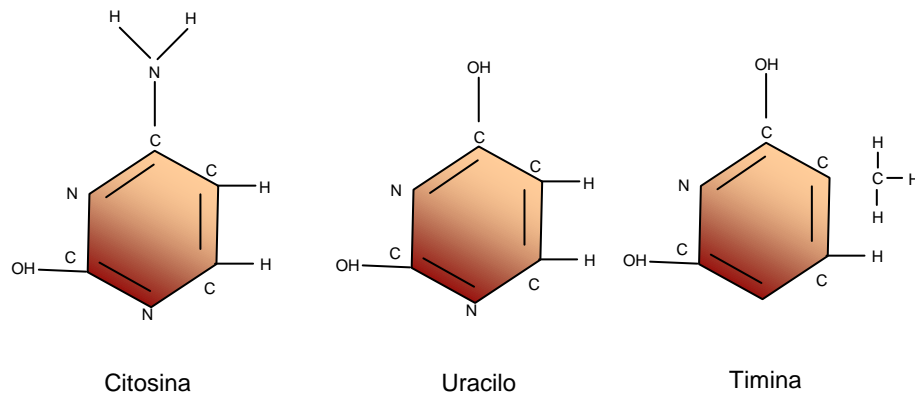
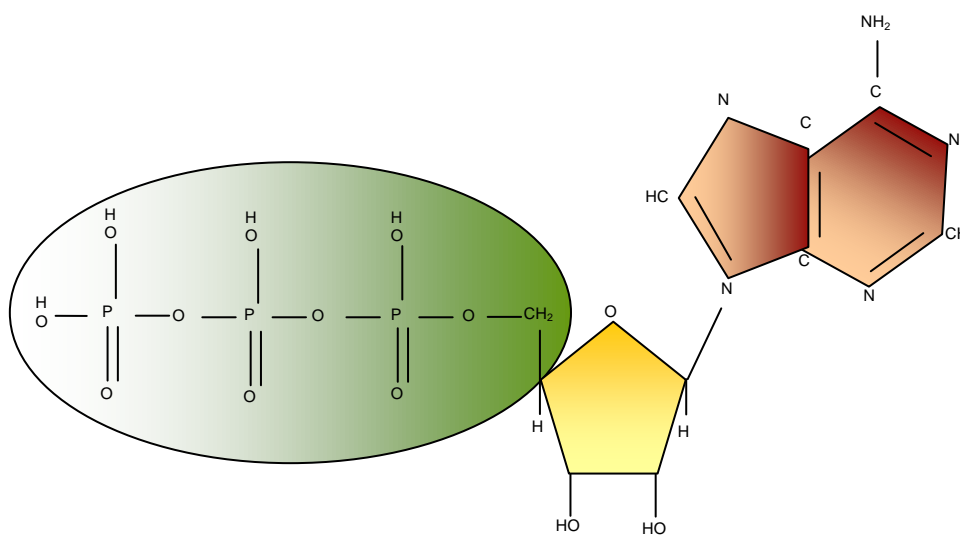


Fig. 3-2 Bases Pírimídicas



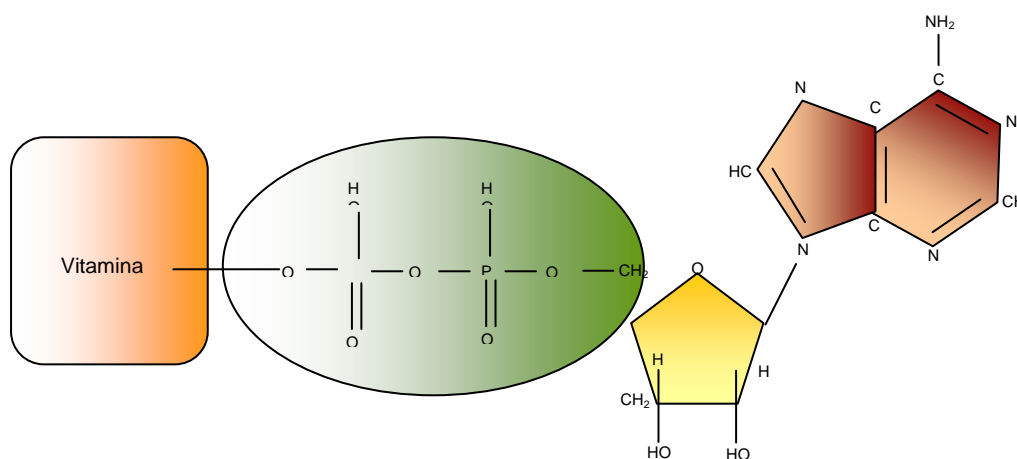
No todos los nucleótidos forman parte de los ácidos nucleicos, sino que algunos se encuentran sueltos en las células. Tal es el caso del ATP (trifosfato de adenosina) (Fig. 3-3) o el ADP (bifosfato de adenosina). Estos son nucleótidos con grupos fosfatos adicionales, cuyos enlaces son capaces de capturar y ceder energía dentro de la célula. Otro nucleótido que funciona de manera aislada es el AMP cíclico (monofosfato de adenosina cíclico) que actúa como mensajero intracelular, llevando información desde la membrana plasmática (por ej. cuando llegan ciertas hormonas) al interior celular.

Fig. 3-3 Distintos tipos de nucleótidos: ATP



También existen otros nucleótidos llamados *coenzimas*, que se unen en general con vitaminas (por ej. las del complejo B) (Fig. 3-4) y se combinan con determinadas enzimas, para facilitar el debilitamiento de los enlaces de los compuestos involucrados en las reacciones catalizadas por ellas.

Fig. 3-4 Distintos tipos de nucleótidos: coenzimas



En los *ácidos nucleicos* los nucleótidos se unen constituyendo cadenas de polinucleótidos muy largas. La unión se realiza a través de los enlaces que se forman entre los grupos fosfatos y el azúcar (Fig. 3-5). Esta unión se llama *unión fosfodiéster*. Cada grupo fosfato se une al azúcar en la posición 5' (el quinto carbono de la desoxirribosa) de un nucleótido y al azúcar en la posición 3' (el tercer carbono de la desoxirribosa) del nucleótido adyacente

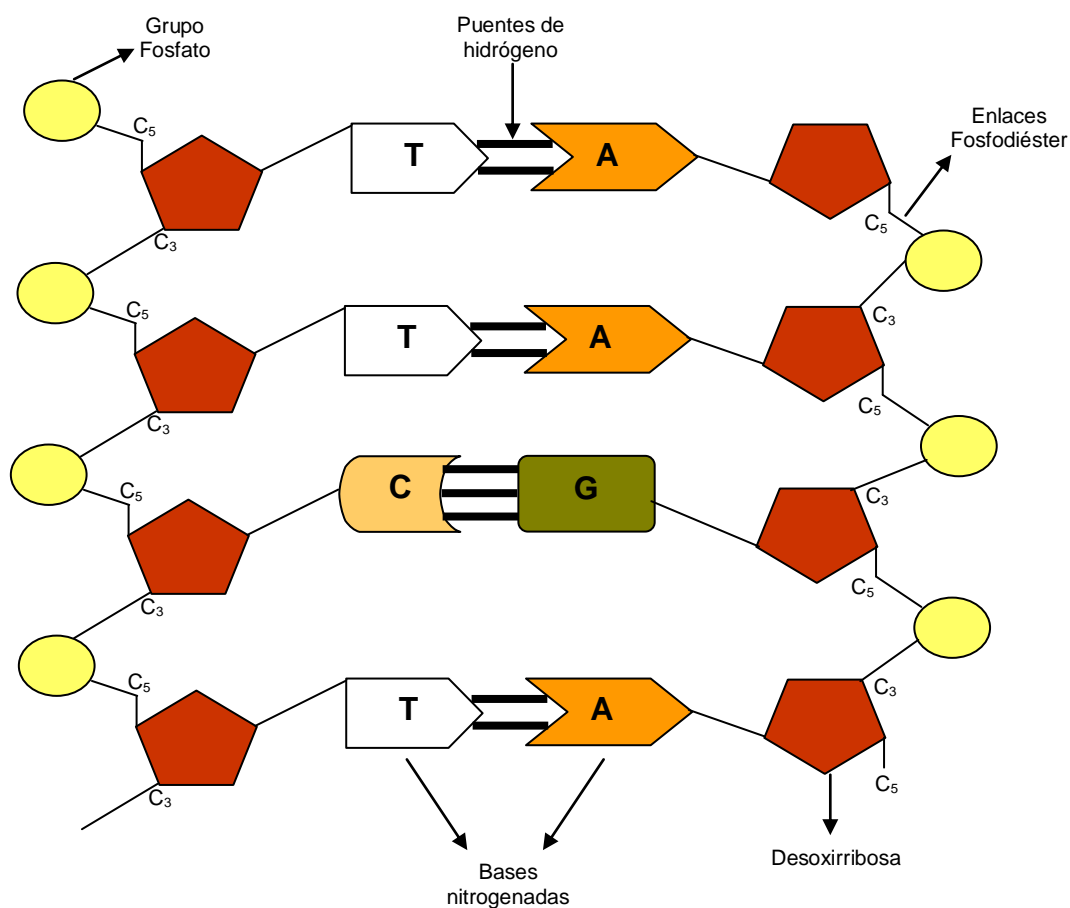
Existen dos tipos de *ácidos nucleicos*, el ADN o ácido desoxirribonucleico y el ARN o ácido ribonucleico.

Estructura y función del ADN

El ADN se encuentra en el núcleo, en las mitocondrias y en los cloroplastos de las células de todos los seres vivos. Controla la actividad celular y constituye el archivo de la información genética de los organismos.

A principios de la década de 1950, James Watson y Francis Crick propusieron el modelo estructural vigente para la molécula de ADN. Este consiste en una doble hélice de polinucleótidos unidas entre sí, por los puentes de hidrógeno que mantienen unidas las bases nitrogenadas. Su tamaño es de 20 Å de ancho y miles de Å de longitud. Estas cadenas tienen, a su vez, ciertas características, tales como, la de ser *antiparalelas* y *complementarias*. En el primer caso, las cadenas están orientadas en sentido contrario. Cada grupo fosfato al unirse al azúcar en la posición 5' de un nucleótido y al azúcar en la posición 3' del otro nucleótido (unión fosfodiéster), tiene el extremo 5' y la otra el 3' libre (Fig. 3-5).

Fig. 3-5 Estructura del ADN



Respecto a la complementariedad la unión de las bases nitrogenadas es específica, es decir que la adenina se une solo a la timina por un doble puente de hidrógeno ($A = T$) y la guanina solo con la citosina por un triple puente de hidrógeno ($G = C$). Estas uniones son débiles y permiten explicar la facilidad con que se separan las cadenas al momento de la replicación (proceso mediante el cual de una molécula de ADN se obtienen dos). Las cadenas fosfato-azúcar forman las columnas exteriores de la hélice mientras que las bases se disponen en el interior de la misma.

Dentro de la cadena de ADN las cuatro bases pueden disponerse en cualquier orden y cada secuencia representa un conjunto único de instrucciones genéticas. Una porción de ADN de 10 nucleótidos puede dar más de un millón de secuencias posibles de 4 bases. Dado que los animales cuentan con miles de millones de nucleótidos, esta molécula es capaz de codificar una cantidad impresionante de información.

Además el ADN es capaz de cambiar o mutar, es decir que puede transmitir los “errores de copia” a la siguiente generación y de esta manera poder introducir variabilidad a la largo de la historia evolutiva de los distintos organismos (Ver Capítulo IV).

El ADN tiene dos funciones biológicas:

Replicación o autoduplicación. El ADN se duplica antes de que la célula se divida asegurando la transmisión de los caracteres hereditarios de generación en generación y de esa manera autoperpetuarse a lo largo del tiempo.

Transcripción. El ADN transfiere su información en ARN y a través de éste, regula indirectamente, en la mayoría de los casos, a la síntesis de proteínas.

Replicación. Características

El proceso de *Replicación*:

Es semi-conservativo.

Empieza en un punto de origen y transcurre en forma bidireccional.

La síntesis de ADN transcurre de 5' a 3' y lee de 3' a 5'.

El ADN es sintetizado y reparado por ADN polimerasas que son muy precisas.

Intervienen muchas otras enzimas y factores proteicos como (Fig. 3-6):

Helicasas que separan las cadenas.

Topoisomerasas que alivian la tensión de la estructura helicoidal.

Proteínas fijadoras de ADN que estabilizan las cadenas separadas.

Primasas que sintetizan los cebadores o primers (ARN).

ADN Ligasas que reparan los enlaces fosfodiéster rotos después de la separación de los primers, y permiten unir a los diferentes sectores de una misma hebra de ADN.

Fig. 3-6. Proceso de replicación del ADN

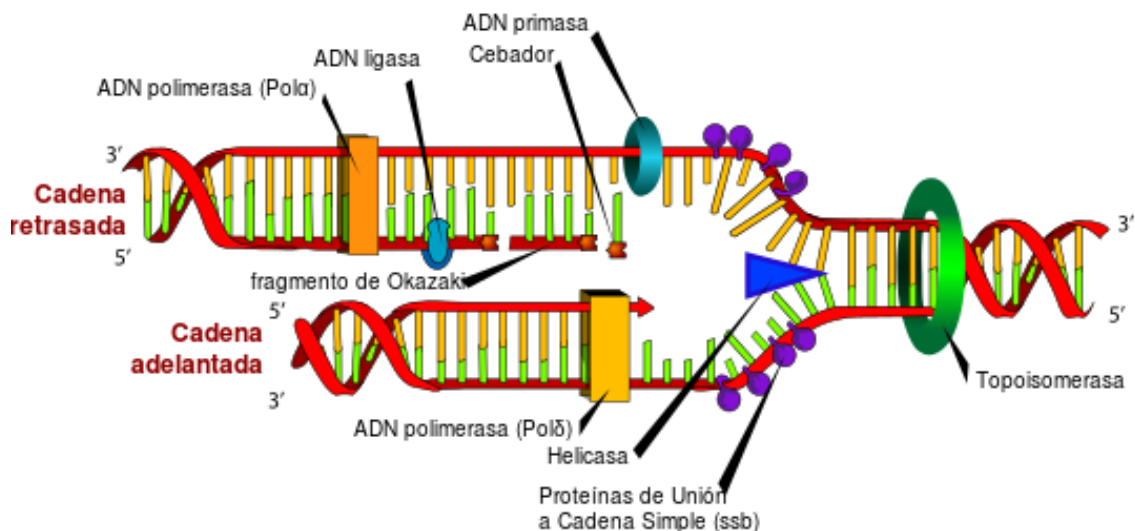


Figura tomada de commons.wikimedia.org

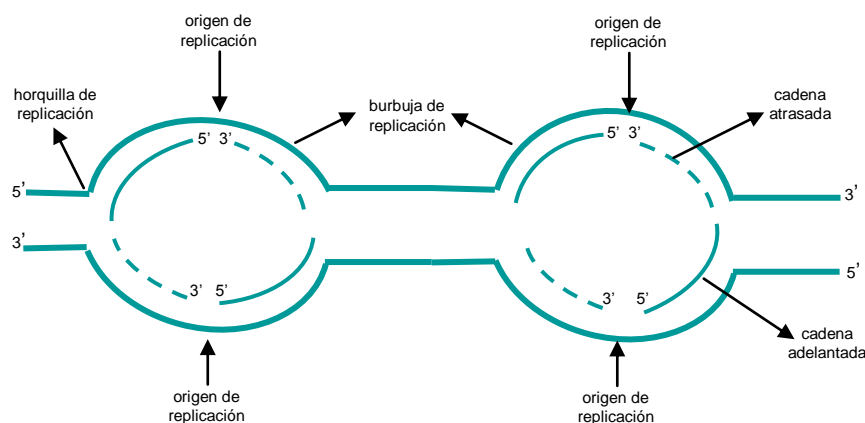
La replicación es un proceso *semiconservativo* porque de una molécula de ADN se forman dos, y donde cada una de ellas, queda formada por una hebra del ADN original y de una hebra complementaria nueva.

Para que ocurra la replicación se necesitan nucleótidos, enzimas y una gran cantidad de energía en forma de ATP. La replicación se realiza en la *fase S* del ciclo celular.

La replicación se produce simultáneamente en varios puntos a lo largo de la molécula de ADN (*centros de origen* u ORI). Las enzimas *helicadas* rompen los puentes de hidrógeno y actúan en ambos sentidos dentro de la burbuja de replicación. Las *topoisomerasas* alivian la tensión de la estructura helicoidal y facilitan que las dos cadenas se mantengan separadas. Al separarse las cadenas se forma la *burbuja de replicación* que incluye dos *horquillas de replicación* (Fig. 3-7) y (Fig. 3-8).

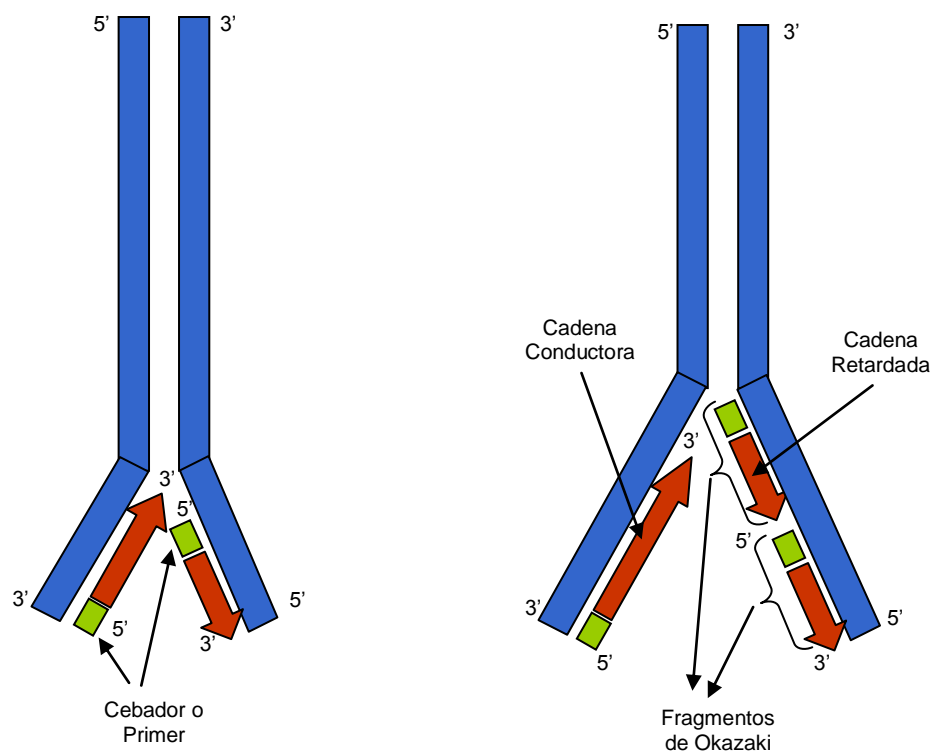
La *ADN polimerasa* construye solo en la dirección 5' a 3' y lee la cadena molde de 3' a 5', a partir de los centros de origen de cada burbuja. Los nucleótidos acarreados por la ADN polimerasa entran en la horquilla y se unen por puentes de hidrógeno con el nucleótido correspondiente de la cadena molde (A con T, C con G) y con el nucleótido que lo precede en la cadena en construcción mediante uniones fosfodiéster.

Fig. 3-7. Burbujas de replicación



Como las cadenas de la molécula del ADN son antiparalelas, y debido a que la replicación solo se realiza en dirección 5' a 3' en ambas hebras, la cadena que sigue la dirección 5' a 3, se replicará en forma continua (desde el centro de origen hacia la horquilla de replicación), mientras que la otra, lo hará a través de fragmentos cortos, a medida que la helicasa va separando las dos cadenas de ADN (desde la horquilla de replicación hacia el centro de origen). Estos fragmentos son conocidos como *fragmentos de Okazaki*. La cadena que se sintetiza de manera continua se conoce como cadena *adelantada* y, la que se sintetiza en fragmentos, cadena *atrasada* (Fig. 3-8).

Fig. 3-8 Horquillas de replicación



Para que comience a trabajar la ADN polimerasa, como los nucleótidos de ADN son inestables, es necesario la presencia de *cebadores* o *primers*, que son cadenas cortas de ARN. Es decir, que en cada punto de origen de la replicación, por acción de las enzimas *primasas*, se forman pequeñas unidades

de ARN, las que son removidas a medida que crecen las nuevas cadenas de ADN. Cuando la polimerasa toca el extremo 5' de un cebador, coloca en su lugar nucleótidos de ADN y otra enzima llamada ADN *ligasa* los une a la cadena en construcción. El ADN se replica en toda su longitud por confluencia de las "burbujas".

Estructura del ARN

El otro tipo de ácido nucleico es el *ARN* o *ácido ribonucleico*, que es similar al ADN pero difiere en que es una única cadena de polinucleótidos, presenta ribosa como azúcar y la base nitrogenada timina es reemplazada por uracilo.

Existen diferentes tipos de ARN:

ARN funcionales, o ARN que tienen una función o actividad en la célula y que no se traducen a proteína (Ver Capítulo II).

ARN ribosómico (ARN-r)

ARN de transferencia (ARN-t)

ARN pequeños nucleares (ARN-np) que interaccionan con proteínas formando los complejos de ribonucleoproteínas necesarios para el procesamiento de los transcritos en el núcleo

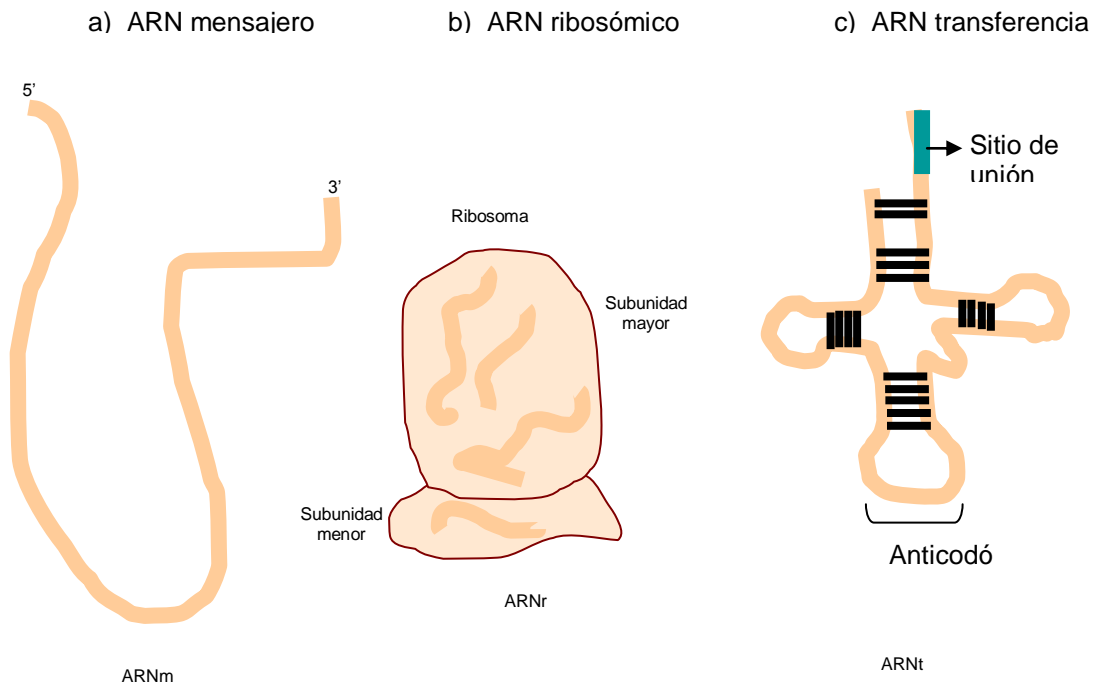
ARN pequeños citoplásmicos (ARNcp) que intervienen en el transporte de los polipéptidos en las células eucarióticas

ARN informativos que son los que se van a traducir a proteínas.

ARN Transcripto Primario

ARN mensajeros (ARN-m)

Fig. 3-9. Tipos de ARN



El ARN mensajero (ARNm) (Fig. 3-9a) es el que transporta la información genética presente en los genes hasta el citoplasma, donde se realiza la traducción de esa información a proteína.

El ARN ribosómico (ARNr) (Fig. 3-9b) es el que forma los ribosomas. Presenta dos subunidades, una mayor y otra menor, que se diferencian por su coeficiente de sedimentación. Estos pueden encontrarse unidos al retículo endoplásmico rugoso o asociados formando los polisomas o polirribosomas que sintetizan proteínas de exportación y estructurales respectivamente.

El ARN de transferencia (ARNt) (Fig. 3-9c) tiene una estructura tridimensional similar a la hoja de un trébol. Estos tienen la función de unirse en el citoplasma a los aminoácidos y transportarlos al ribosoma. En uno de sus extremos presentan la terminación nucleotídica CCA, que es la que se une al aminoácido. En el otro extremo presentan el anticodón, es decir el triplete de bases complementarias al codón del mensajero.

Código Genético

La *Hipótesis de la Secuencia* fue propuesta por Crick en 1958 y establece que "Existe una relación entre la ordenación lineal de nucleótidos en el ADN y la ordenación lineal de aminoácidos en los polipéptidos (*Proteínas*)".

Se llama *Código Genético* al conjunto de reglas que define la traducción de secuencias de nucleótidos del ARN a secuencias de aminoácidos en una proteína (Tabla 3-1).

El material genético se compone de cuatro bases nitrogenadas (A, U, T, G) y hay 20 aminoácidos para reconocer.

Si las bases se toman de a una $4^1 =$ identificarían 4 aminoácidos

Si las bases se toman de a dos $4^2 =$ identificarían 16 aminoácidos

Si las bases se toman de a tres $4^3 =$ identificarían 64 aminoácidos

Entonces el Código Genético está organizado en tripletes. Cada tres nucleótidos (*triplete*) se determina un aminoácido. Existen 64 codones posibles para codificar los veinte aminoácidos, de los cuales tres no codifican ningún aminoácido y se los llama sin sentido. Los tripletes en el ARNm se denominan *codones* y los del ARNt se denominan *anticodones*.

Características del Código Genético

El Código Genético es redundante o degenerado. Existen más tripletes o codones que aminoácidos, de forma que un determinado aminoácido puede estar codificado por más de un triplete.

El Código Genético nuclear es universal. El mismo triplete en diferentes especies codifica para el mismo aminoácido. La principal excepción a la universalidad es el código genético mitocondrial.

El Código Genético es no solapado sin superposiciones. Dos aminoácidos sucesivos no comparten nucleótidos de sus tripletes.

		Segunda base del codón					
		U	C	A	G		
P r i m e r a b a s e d e l c o d ó n	U	UUU } Fenilalanina UUC }	UCU } Serina UCC } UCA } UCG }	UAU } Tirosina UAC }	UGU } Cisteína UGC } UGA } Codón sin sentido UGG } Triptófano	U C A G	T e r c e r a b a s e d e l c o d ó n
	C	CUU } Leucina CUC } CUA } CUG }	CCU } Prolina CCC } CCA } CCG }	CAU } Histidina CAC } CAA } Glutamina CAG }	CGU } Arginina CGC } CGA } CGG }	U C A G	
	A	AUU } Isoleucina AUC } AUA } Metionina (Iniciación) CUG }	ACU } Treonina ACC } ACA } ACG }	AAU } Asparagina AAC } AAA } Lisina AAG }	AGU } Serina AGC } AGA } Arginina AGG }	U C A G	
	G	GUU } Valina GUC } GUA } GUG }	GCU } Alanina GCC } GCA } GCG }	GAU } Acido GAC } Aspártico GAA } Acido GAG } Glutámico	GGU } Glicina GGC } GGA } GGG }	U C A G	

Tabla 3-1. Código genético

Síntesis de Proteínas

Comprende dos etapas: la *Transcripción* y la *Traducción*

Transcripción

En esta etapa se transfiere la información del ADN formándose una molécula de ARN, con una secuencia complementaria a la del ADN (Fig. 3-10). La

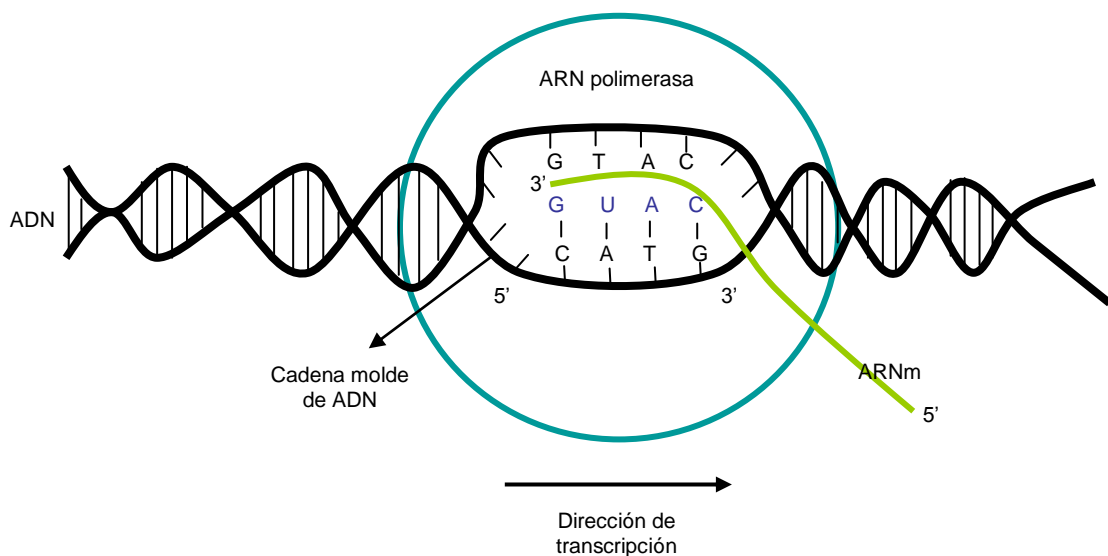
transcripción está dirigida por la enzima ARN polimerasa II y ocurre en el núcleo. Esta enzima tiene afinidad por cadenas de ADN, reconoce secuencias de iniciación (*promotores*), tiene actividad polimerasa 5' a 3' (construye de 5' a 3' y lee de 3' a 5'), no requiere primer o cebador, separa del molde de ADN la cadena de ARN que se va formando y reconoce secuencias de terminación que le indican cuando detener su actividad.

El primer ARN formado se denomina *Transcripto primario* (o *pre-ARNm*) el que debe sufrir procesos de maduración denominado *Splicing* (o *corte y empalme*) antes de migrar al citoplasma (Fig. 3-11).

El proceso de maduración del Transcripto primario incluye las siguientes modificaciones:

Adición en el extremo 5' de 7-metilguanosina formando la estructura denominada "CAP" (caperuza). Esto refuerza la unión del ARNm a la subunidad pequeña del ribosoma y aumenta su estabilidad frente a la degradación por ARNasas.

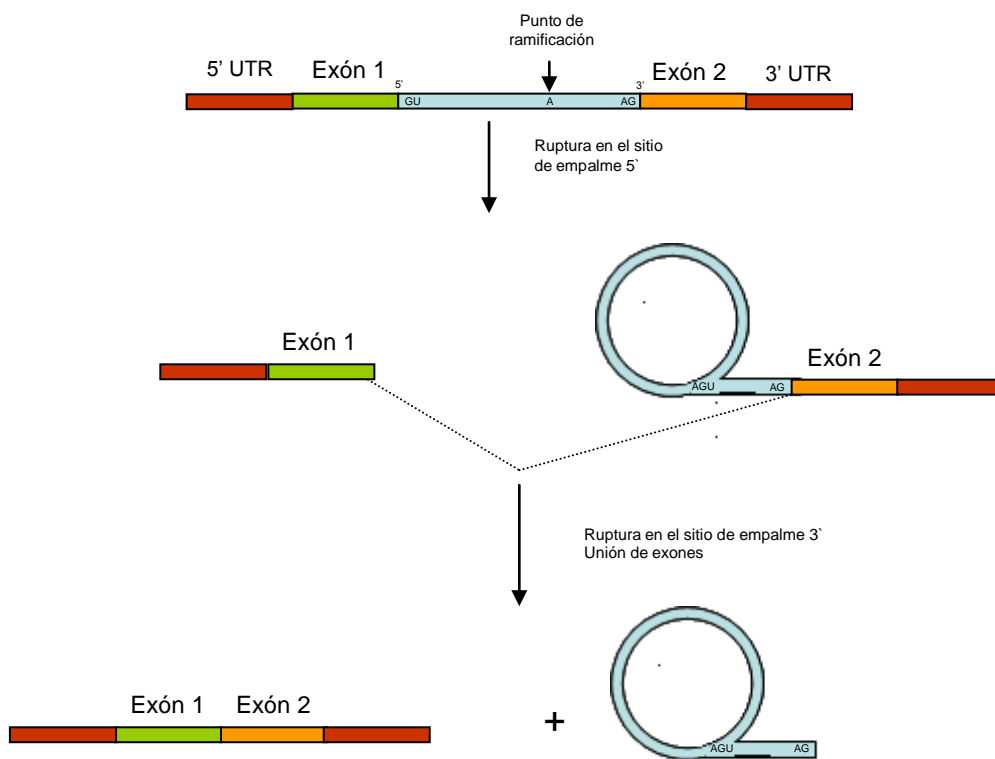
Fig. 3-10 Proceso de Transcripción



Poliadenilación en el extremo 3' (adición de una cola de adeninas). La cola poli-A también aumenta la estabilidad del ARNm frente a la degradación e interviene en su pasaje desde el núcleo hacia el citosol. La vida media del ARNm depende en gran medida de la longitud de esta cola poli-A.

Splicing. Proceso esencial en el que se eliminan los *intrones* (o *porciones no codificantes*) y se unen los *exones* (o *porciones codificantes*) de forma que sus secuencias quedan consecutivas, constituyendo la secuencia codificadora de la proteína.

Fig. 3-11. Proceso de Splicing



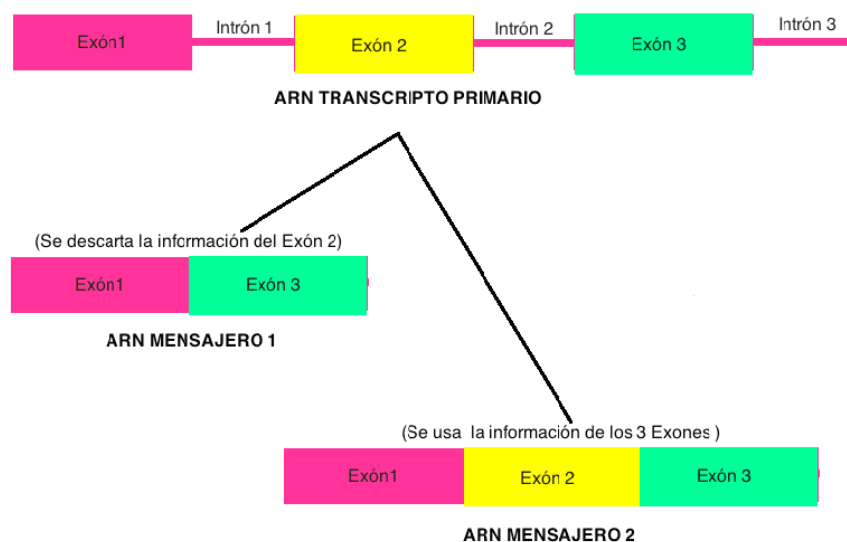
Edición del ARN. En algunos casos el ARN puede ser editado cambiando algunos de sus nucleótidos, por ejemplo en el Transcripto primario de la apolipoproteína B (proteína que participa en la movilización del colesterol

alrededor del cuerpo), que es editado en algunos tejidos.

Las regiones indicadas como UTR son las conocidas como regiones no traducidas de los genes. Se habla generalmente de 5'-UTR y de 3'-UTR, que son las dos partes no traducidas ubicadas en los dos extremos de cada gen. Las UTR forman parte de las secuencias de los genomas de eucariotas, procariotas y virus. Estas secuencias no codificantes son de gran importancia en la regulación de la expresión génica y de la correcta expresión espacial y temporal de los genes.

Splicing Alternativo es el mecanismo que permite obtener a partir de un solo transcripto primario de ARN más de una molécula de ARN madura (Fig. 3-12). Es un fenómeno que está presente principalmente en eucariotas, pero también fue observado en algunos virus. Este proceso consiste en un cambio en la composición de los exones de dos ARN maduros formados, lo que se logra de distintas maneras: cambiando la ubicación de los exones, omitiendo alguno de ellos o inclusive reteniendo algún intrón.

Fig. 3-12. Proceso de Splicing Alternativo



El ARN mensajero (ARNm) obtenido es el resultado de la transcripción de un gen del ADN y que luego del splicing lleva la información genética necesaria para sintetizar una proteína desde el núcleo hasta los ribosomas en el citoplasma. El ARNm dirige la síntesis de proteínas en los ribosomas. Los procesos de maduración del ARN permiten que a partir de un mismo gen se puedan sintetizar varias proteínas.

Traducción

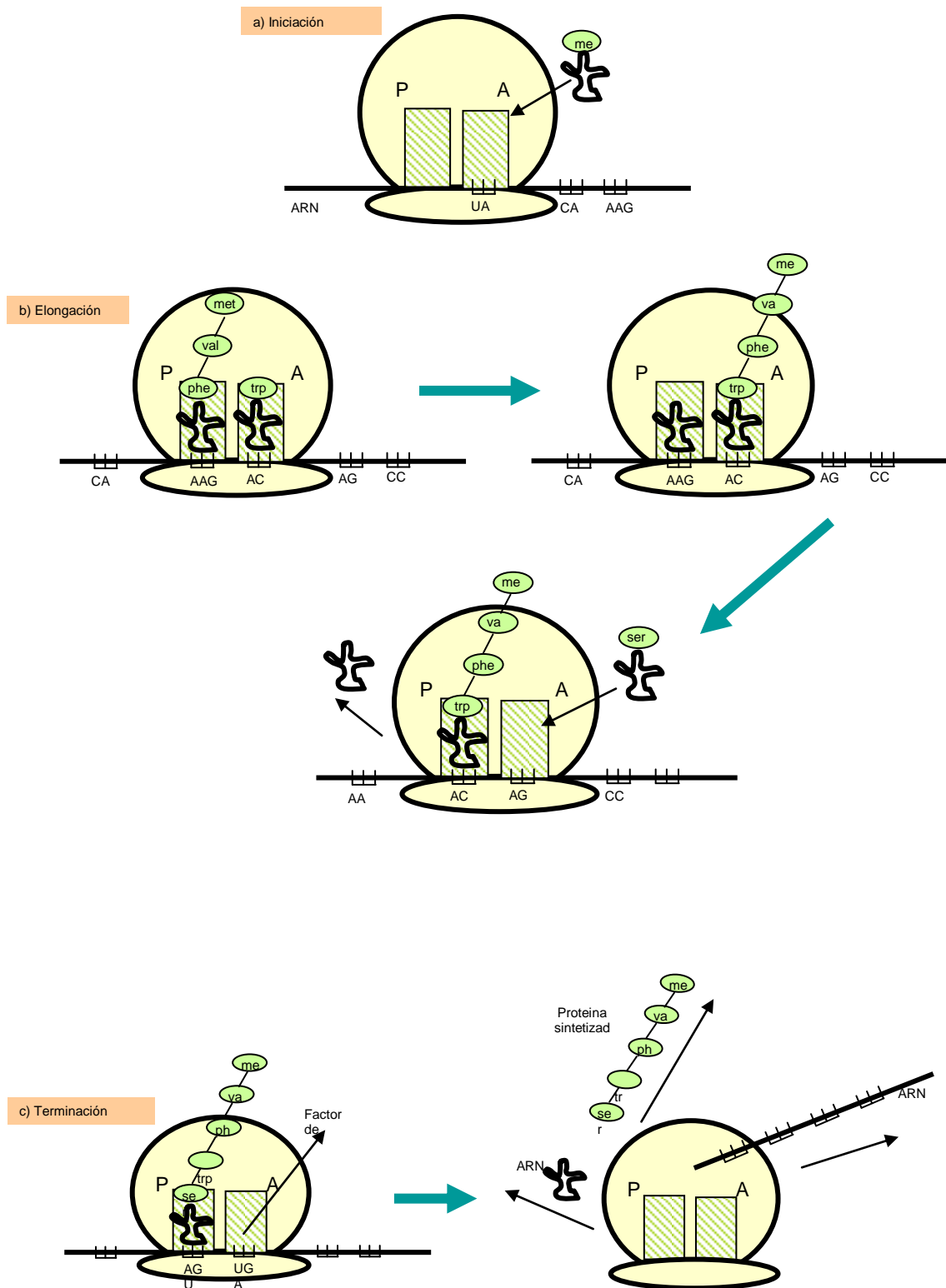
La traducción a proteína se basa en la secuencia de nucleótidos del ARNm, mediante tripletes de nucleótidos (*codones*), que se traducen a aminoácidos. Cada triplete de nucleótidos indica el aminoácido a incorporar en la cadena polipeptídica que se está formando. La longitud de la proteína sintetizada será, por lo tanto, proporcional a la longitud del ARNm maduro.

La traducción implica tres etapas: *Iniciación*, *Elongación* y *Terminación* (Fig. 3-13). El *triplete de iniciación* suele ser AUG que codifica para Formil-metionina. También pueden actuar como tripletes de iniciación GUG (Val) y UGG (Leu) aunque con menor eficacia. Existen tres *tripletes de terminación* (o sin sentido) que no codifican para ningún aminoácido: UAA, UAG y UGA.

Iniciación

Comienza cuando la subunidad menor de los ribosomas reconoce el extremo 5' del ARNm. Reconoce el CAP. Una vez unida al ARNm, la subunidad menor se desplaza hacia el extremo 3' del mensajero hasta encontrar una secuencia que le indique el punto de iniciación. Este es el codón AUG (*codón de iniciación*). Llega un ARNt con el anticodón UAC (Met), luego llega la subunidad mayor y se ensambla el ribosoma. La subunidad mayor posee dos sitios: P (*Peptidil*) y A (*Aminoacil*).

Fig. 3-13. Proceso de traducción



Elongación

En el sitio A libre queda expuesto otro codón, donde llega un ARNt con su anticodón complementario y se coloca en él. Los dos aminoácidos (el que trajo el 1er ARNt y el que trajo el 2do ARNt) se unen por una enzima dando una unión peptídica entre ellos y el primer aminoácido (Met) se suelta del ARNt (comienzo de la formación de la cadena de proteína), quedando el ARNt libre. El ribosoma se desplaza sobre el ARNm y el segundo ARNt pasa al sitio P, quedando nuevamente libre el sitio A, para la llegada de nuevos ARNt con aminoácidos. Así se logra una secuencia de aminoácidos que va creciendo y se mantiene unida al último ARNt arribado.

Terminación

Cuando el sitio A queda sobre un *codón de terminación* (no tiene anticodón que lo reconozca) UAA, UAG o UGA, ingresan proteínas llamadas factores de terminación que se ubican en el sitio A, se libera la cadena de proteínas formada y todos los elementos se separan. Las proteínas primarias se pliegan alcanzando estructuras secundarias, terciarias o cuaternarias y adquieren funcionalidad biológica.

Composición de los cromosomas

El ADN se encuentra en los organismos eucariotas principalmente en el núcleo celular asociado a proteínas histonas constituyendo la *cromatina*, que significa sustancia coloreada, ya que se tiñe intensamente con los colorantes usados en microscopia óptica. Según la etapa del ciclo celular en la que se encuentre la célula, el ADN puede visualizarse como *cromatina* en la interfase, o condensado, constituyendo los *cromosomas* en la fase de división celular propiamente dicha. La cromatina observada con microscopía electrónica se ve como finos gránulos distribuidos uniformemente en el núcleo, llamada *eucromatina* pero también aparecen masas más gruesas ubicadas en la cara

interna de la membrana nuclear, que constituyen la *heterocromatina*, que representan la forma inactiva. Los núcleos eucariotas pueden además presentar porciones oscuras denominadas *nucléolos*, que son los lugares de síntesis de ribosomas y que constan de ARN ribosómico, proteínas, ribosomas en distintas etapas de formación y ADN (con los genes específicos que sintetizan ARNr).

Al ADN lo encontramos, entonces, dependiendo del grado de empaquetamiento o compactación, en dos formas básicas: *cromatina* y *cromosomas*. La célula contiene el ADN en forma de cromatina la mayor parte del tiempo. El proceso de empaquetamiento consiste en: una molécula de ADN que se asocia mediante dos vueltas con un grupo de ocho proteínas histona (H2A, H2B, H3 y H4), enganchada con una histona H1. Esta asociación se denomina *nucleosoma*, y entre nucleosoma y nucleosoma hay *ADN espaciador* o *linker*, al que se asocian proteínas llamadas *no histonas*. La apariencia de la molécula es la de un collar de perlas (*cromatina*).

Cuando la célula va a empezar a dividirse, la cromatina se condensa fuertemente, la fibra del collar de perlas (*nucleosomas*) se vuelve a espiralizar, enrollándose sobre sí misma, formando una estructura llamada *solenóide* con seis-ocho nucleosomas por vuelta, con las proteínas histona H1 en el centro. Cuando la célula entra en mitosis, el solenoide se pliega en forma de bucles o asas radiales para dar lugar a los cromosomas (Fig. 3-14).

Los cromosomas son la máxima expresión de empaquetamiento de ADN; son estructuras de aspecto alargado, resultado de la condensación total de la cromatina. Tienen aspecto de bastones pequeños de 0,2 a 0,4 μ de diámetro y entre 0,5 a 8 μ de largo. Presentan dos brazos separados por una zona adelgazada o constricción primaria denominada *centrómero*.

Según la ubicación de este último se distinguen distintos tipos de cromosomas: *metacéntricos*, que presentan los dos brazos de igual longitud, *submetacéntricos*, con los dos brazos desiguales y los *acrocéntricos*, en los que el centrómero se ubica próximos a uno de los extremos (Fig. 3-15).

Fig. 3-14. Cromosomas

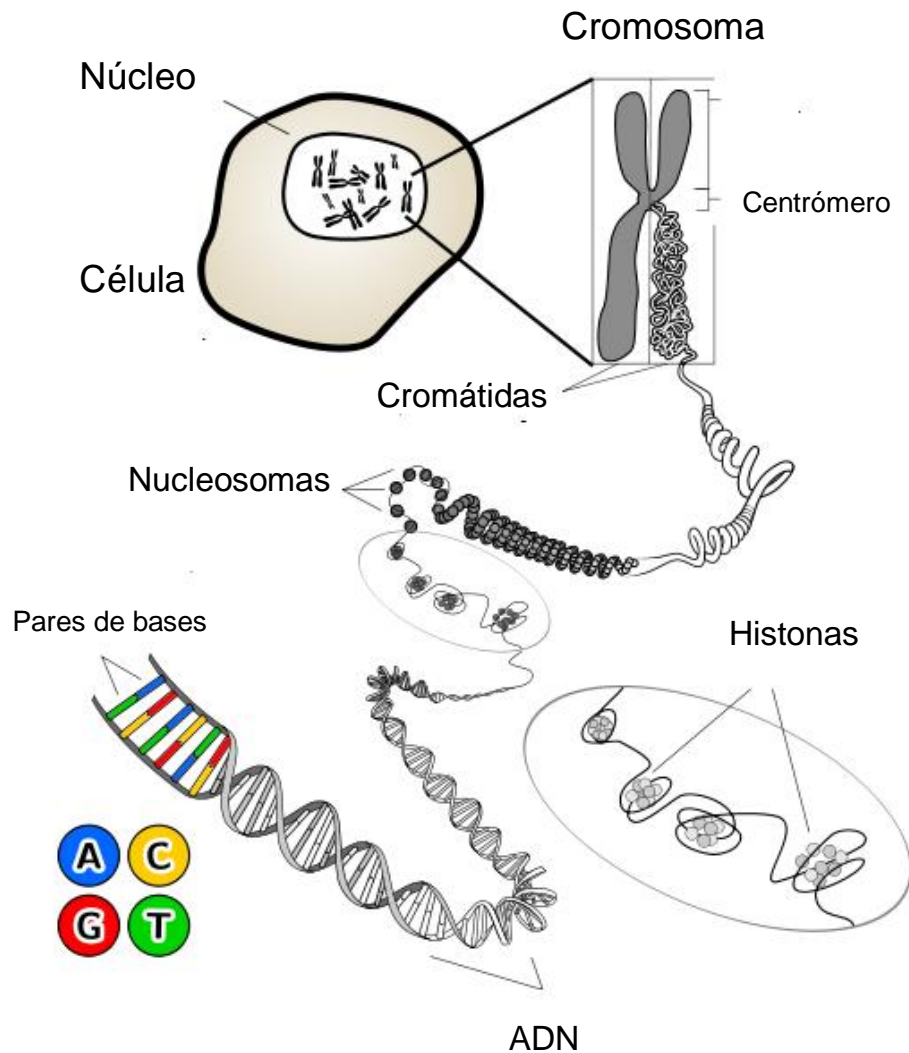


Figura tomada de commons.wikipedia.org

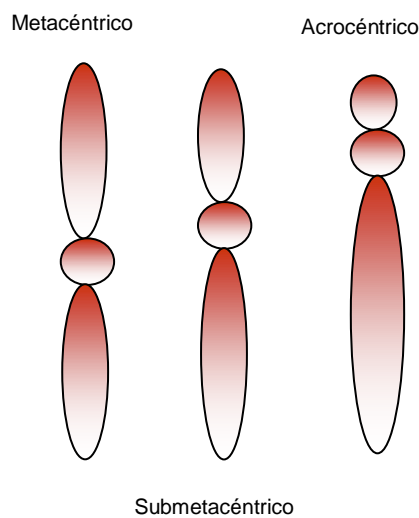
En algunos cromosomas pueden aparecer, constricciones secundarias en sus brazos, y/o en los extremos, pequeños apéndices llamados *satélites*. Estos cromosomas organizan el nucleolo por lo que se conocen como organizadores nucleolares.

Todas las células somáticas tienen el mismo número de cromosomas, que es constante para los individuos de la misma especie. Estos forman parejas de

acuerdo a sus características (tamaño, forma, ubicación del centrómero, etc.) y se conocen como *cromosomas homólogos* o *autosomas*.

Aparte de estos cromosomas existen otros dos X e Y, que no forman pareja, están relacionados con la determinación del sexo y se denominan *cromosomas sexuales*, *heterocromosomas* o *gonosomas*. En los mamíferos las hembras son siempre XX y los machos XY, en cambio en algunas aves por ej las gallináceas las hembras son ZW (heterogaméticas, es decir que presentan cromosomas sexuales distintos) y los machos ZZ (homogaméticos).

Fig. 3-15 Tipos de cromosomas



Proyecto genoma Humano (PGH) y los nuevos desafíos de la genética

El Proyecto genoma Humano (PGH) se inició en el año 1990 y consistió en el mayor proyecto de investigación biomédica. En él participó un Consorcio Público Internacional, formado por EEUU, Reino Unido, Japón, Francia, Alemania, China y otros países, al que luego se sumó la empresa privada, *Celera genomics*. Este tenía como objetivo principal descifrar la

secuencia completa del genoma humano, de genomas de otros organismos modelos como la bacteria *Escherichia coli*, la levadura *Saccharomyces cerevisiae*, o la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster*, y considerar las implicancias éticas, legales y sociales que originarían los resultados del proyecto. En 2004, el Consorcio publicó la versión final o completa del genoma humano. Todo esto fue posible debido a que se lograron cambios, que permitieron la producción de datos a gran escala, el desarrollo de mayores y mejores recursos computacionales y a la colaboración en grandes redes científicas internacionales, con el apoyo de equipos multidisciplinares complementarios.

El genoma humano ha generado un nuevo paradigma, que ve a los sistemas biológicos como redes complejas de miles de rutas interconectadas. Un nuevo enfoque sintético, interdisciplinario, donde grandes grupos de investigación formados por genetistas, bioinformáticos, bioquímicos, físicos, matemáticos, médicos, informáticos, etc. trabajan en conjunto para explicar las propiedades emergentes de los sistemas biológicos.

Actualmente las líneas de investigación se centran en la comparación de genomas tanto de especies próximas como lejanas evolutivamente; en el análisis de la función, expresión e interacción de todos los genes de un organismo y en la caracterización de los patrones de variación genética en la especie humana, que permitan asociar esas variantes a aspectos fundamentales como los relacionados a la susceptibilidad a enfermedades.

Los Desafíos de la Biología Molecular en el siglo XXI. Cambios de Paradigmas

Los logros alcanzados durante el siglo XX en el campo de la Biología Molecular fueron muy grandes. La capacidad de secuenciar genes y genomas completos abrió evidentemente nuevos horizontes de búsqueda, permitió importantes adelantos y además planteo nuevos desafíos para la ciencia. El conocimiento del genoma humano posibilitó conocer que este está compuesto

por aproximadamente 3.200 millones de nucleótidos, de los cuales sólo 48 millones son genes (1,5 %). El 98,5 % restante es el originalmente denominado ADN basura y que actualmente ya se sabe, que no es realmente basura sino que maneja muchísima información, fundamentalmente referida a señales reguladoras. Dentro de este ADN tenemos pequeñas regiones de 20 a 30 nucleótidos. En los últimos años se han identificado numerosos ARN pequeños con funciones reguladoras de genes. Esto incluye: “microRNA (miRNA), small interfering RNA (siRNA), trans-acting siRNAs (tasiRNAs) y Piwi-associated RNAs (piRNAs)”. Junto con estos ARN pequeños, fueron también descubiertas nuevas enzimas conocidas como “RNA-dependent RNA Polymerases” que actúan en el metabolismo y funcionamiento de los ARN pequeños. Hay cerca de 1.000 ARN pequeños y se piensa que el 30% de todos los genes humanos están sujetos a la regulación por estos ARN.

Aumentar el conocimiento que se tiene del control epigenético es también uno de los grandes desafíos. La *epigenética* estudia los mecanismos reguladores de la actividad de los genes. Estos mecanismos no alteran la parte correspondiente a las secuencias heredables de estos. El objetivo del control epigenético es el ADN empaquetado en los cromosomas. Se sabe que algunas enzimas pueden modificar químicamente genes por metilación de nucleósidos y otros modifican las proteínas que empaquetan el ADN dentro de la cromatina de los cromosomas. Existen algunos de estos mecanismos epigenéticos que se han descubierto, pero seguramente quedan muchos de ellos por conocer. Existe un Proyecto denominado “International Human Epigenome Project, IHEP” que estudia todo lo relativo a estos mecanismos.

Un nuevo desafío para los años que vienen, es profundizar el conocimiento de los polimorfismos de un solo nucleótido (SNP). Estos polimorfismos, por ejemplo diferencian una persona de otra y corresponden a un 0,1%, es decir, un nucleótido cada mil. El hombre tiene un total de 3,2 millones de SNP.

Otro campo de estudio interesante es el conocimiento más exacto de las llamadas ribozimas, moléculas de ARN que se comportan como enzimas.

Estos son solamente algunos de los nuevos paradigmas de la biología molecular en la actualidad. Hay muchos otros temas relacionados

principalmente en el campo de la Proteómica, de las Terapias génicas y de la Medicina en general.

CAPITULO IV

EVIDENCIAS DEL PROCESO EVOLUTIVO

Origen de la Vida- Teorías

A principios del siglo XX, el bioquímico ruso Oparín y el inglés Haldane propusieron la hipótesis sobre el origen de la vida conocida como *quimiosintética*, publicada en 1924. Si bien existen controversias, se sabe que la atmósfera primitiva terrestre era muy distinta a la actual, con predominio de hidrógeno, dióxido de carbono, metano, amoníaco, vapor de agua y muy poco oxígeno. A esto se sumó la gran cantidad de energía proveniente de la radiación solar, rayos y calor que permitió la condensación de los gases atmosféricos en los mares, formando moléculas orgánicas. A este largo período lo denominaron *evolución química*. Las moléculas así formadas, al quedar protegidas de las radiaciones ultravioletas, por el agua que actuaba como filtro, y por la poca cantidad de oxígeno en el medio, no se degradaban y pudieron persistir. A medida que fueron concentrándose debido a procesos de desecación se originaron moléculas más complejas, como aminoácidos y lípidos, que dieron origen a la etapa llamada *evolución prebiológica*.

Con el tiempo, se habrían producido nuevas asociaciones macromoleculares coloidales, con forma de esferas y huecas, que se habrían formado en sistema acuoso y que fueron denominadas por Oparín como *coacervados*.

En 1953 el bioquímico Miller aportó las primeras evidencias empíricas que constituyeron un importante sustento a la hipótesis de Oparín. Los experimentos mostraron que ante cualquier fuente de energía (rayos, ultravioleta, calor) se pueden transformar moléculas simples en otras más

complejas (Fig. 4-1). Algunos incluso permitieron obtener casi todos los aminoácidos y las unidades constituyentes de los nucleótidos del ADN y ARN.

Fig. 4-1 Experimento de Miller

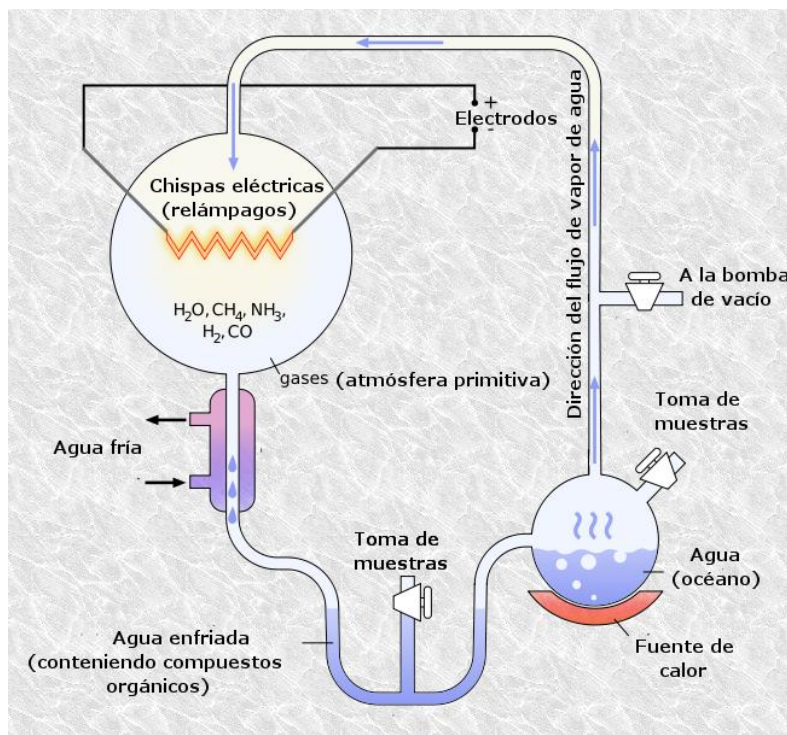


Figura tomada de pt.wikipedia.org.

A principios del siglo XX, ante la complejidad de los organismos más simples que existen en la actualidad, algunos autores propusieron el origen extraterrestre de la vida. Arrhenius en 1906 postuló que esporas o bacterias habrían llegado a través de meteoritos desprendidos de algún planeta en el que ya existiera vida. Otros en cambio, plantearon que buena parte de la materia prima para el origen de la vida provendría del espacio interestelar.

Existen otros modelos alternativos, como el propuesto por Fox, que establece la existencia de las llamadas *microesferas protenoides*, rodeadas por una membrana proteica, que se formarían espontáneamente en soluciones con aminoácidos, ya que se polimerizarían por acción del calor. Dentro de ellas se producirían reacciones químicas, similares a las que ocurren en las células.

Además, según este modelo, serían las proteínas las que podrían ser copiadas y transmitidas a las siguientes generaciones. Hoy se sabe que es en realidad el ADN el portador de la información genética y, el capaz de transmitirla a la descendencia con ayuda del ARN y las proteínas. Todavía queda entonces dilucidar cómo surgieron estos compuestos y cómo se interrelacionaron. La propuesta más aceptada es que sería el ARN el primer polímero que surgió con posibilidades de autoduplicación.

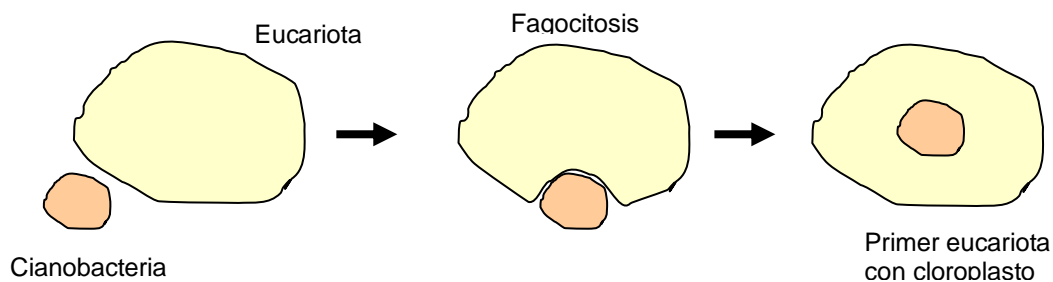
Los primeros fósiles semejantes a las bacterias actuales datan de unos 3500 millones de años de antigüedad, es decir unos 1100 millones de años después de la formación de la Tierra. Las primeras células que surgieron requerían un aporte continuo de energía para sobrevivir, crecer y reproducirse. En la actualidad los organismos incorporan energía mediante dos formas: los *heterótrofos* (animales, hongos y muchos organismos unicelulares) que incorporan moléculas orgánicas las que degradan para obtener energía y componentes estructurales, y los *autótrofos* (plantas y protistas fotosintéticos) capaces de sintetizar compuestos orgánicos ricos en energía, a partir de otros más simples. La mayoría obtiene la energía para las reacciones químicas a partir del sol y se denominan *fotosintéticos*. Los *quimiosintéticos* como algunas bacterias, obtienen la energía a partir de reacciones inorgánicas.

Existen dos tipos de células en la actualidad, las *procariotas* que cuentan con una única molécula de ADN circular en la zona llamada nucleóide, carente de membrana y que presentan solamente ribosomas y enzimas asociadas a la membrana plasmática, que llevan a cabo las funciones celulares. Y las *eucariotas*, con núcleo formado de gran cantidad de ADN asociados a proteínas y rodeado por una membrana nuclear doble, mientras que en el citoplasma se ubican un número considerable de estructuras especializadas en las distintas funciones celulares conocidas como *organelas*.

La hipótesis con mayor aceptación establece que las primeras células que surgieron serían las procariotas de las cuales se habrían originado las eucariotas, de mayor tamaño y más complejidad. Hace unos 30 años Margulis propuso la *teoría endosimbiótica* que propone el origen de las organelas de las células eucariotas (especialmente mitocondrias y cloroplastos), cuando ciertos

organismos procariotas se alojaron en el interior de otros, logrando asociaciones estables (Fig. 4-2). Las evidencias que sustentan esta teoría son: que las mitocondrias presentan una única molécula de ADN circular, enzimas adosadas a sus membranas semejantes a la de los procariotas y capacidad de autoduplicación. En el caso de los cloroplastos se cree que se incorporaron procariotas fotosintéticos en eucariotas no fotosintéticos, de mayor tamaño, con núcleo y mitocondrias.

Fig. 4-2 *Teoría endosimbiótica*



La mayor complejidad de los eucariotas les otorgó ciertas ventajas tales como, una mayor eficiencia metabólica, gracias a la presencia de membranas que originan compartimientos funcionales específicos y una mayor capacidad de almacenar muchísima más información genética, para regular los caracteres de un animal o vegetal.

En la actualidad se reconocen tres grupos o dominios en los que reúnen a los seres vivos: Bacteria, Archaea y Eucarya, los dos primeros abarcan procariotas unicelulares y coloniales, y los últimos, a los eucariotas. Los tres grupos habrían surgido de un único antecesor denominado *progenote*, antecesor universal o LUCA (Last Universal Common Ancestor). Los Eucarya serían los que tienen el origen más reciente según el registro fósil.

Los organismos pluricelulares (algas, hongos, plantas, animales) aparecieron hace unos 750 millones de años, a partir de eucariotas unicelulares. En estos, cada tipo celular se especializa, adoptando una función

determinada, aunque siguen manteniendo su autonomía como unidades estructurales y funcionales.

Evolución Biológica: Conceptos históricos y estado actual de su conocimiento

En la actualidad se tiene un conocimiento acabado de que los organismos vivos han evolucionado y evolucionan en un lento proceso que tiene lugar desde los orígenes de la vida sobre la tierra. Esta concepción actual, no fue en sus comienzos fácilmente incorporada al pensamiento científico de la época y la ciencia tardó casi 100 años en llegar a aceptar la validez del proceso evolutivo, a pesar de que las primeras ideas de cambio ya estaban presentes en el pensamiento científico de varios naturalistas, a partir del siglo XVIII.

La evolución puede pensarse como un continuo cambio en el medio ambiente, que es acompañado por una lenta acumulación de variabilidad en las especies, que les permitirá, en un momento determinado, afrontar esos cambios del medio para adaptarse y en los casos de no adaptarse, terminar extinguiéndose. La historia de la tierra y el estudio de los organismos fósiles nos muestran la existencia de grandes extinciones asociadas a cambios drásticos del medio ambiente.

La evolución puede ser en algunos casos muy lenta, como por ejemplo en los peces conocidos como celacantos (*Latimeria chalumnae* y *L. menadoensis*), que han llegado hasta la actualidad con cambios menores en relación a sus ancestros. Este pez fue capturado por primera vez en 1938, en un lugar cercano a las Islas Comores en el Océano Índico. Los celacantos pertenecen a un grupo de peces antiguos conocidos como Sarcopterigios que aparecieron en la tierra en el periodo cretácico, hace 65 millones de años. En otros casos, el proceso evolutivo puede ser mucho más rápido. Un ejemplo de esto último es, sin duda, la evolución del hombre sobre la tierra. Otro caso mucho más observable en tiempos actuales, es la adaptación que muestran ciertos insectos a los insecticidas (para el caso del DDT ha ocurrido en

aproximadamente 20 años) o la adquisición de resistencia a los antibióticos por determinadas cepas de bacterias.

Las Primeras Ideas de Cambio

El pensamiento evolucionista se basa entonces, de manera fundamental, en la idea de que las especies cambian a lo largo del tiempo. Esta concepción tiene sus orígenes en la antigüedad, en las ideas de los griegos, romanos, chinos y musulmanes. Históricamente el hombre ha sido un observador de la naturaleza y ha querido interpretarla, intentando explicar los fenómenos que lo rodeaban y, entre ellos, la inmensa variabilidad que observaba en los organismos vivos. A pesar de estas primeras ideas de cambio en las especies, hasta el siglo XVIII, el pensamiento biológico estuvo dominado por el Esencialismo, del cual surgía la idea de que las formas de vida permanecen inmutables. Sus defensores, encuadrados en lo que se denomina normalmente Fijismo, explicaban esta inmutabilidad de las especies por diferentes caminos. El más fuerte de ellos, por la permanencia en el tiempo, y que aún tiene sus adeptos en la actualidad, fue el Creacionismo, defendido en su momento por importantes naturalistas como por ejemplo Linneo, el padre de la Sistemática y Nomenclatura Binominal (Ver Capítulo V). Otras explicaciones, por ejemplo, hacían alusión a fenómenos naturales que habrían ido eliminando los organismos vivos de épocas pasadas, tal es el caso del Catastrofismo teoría respaldada por Cuvier (el padre de la Geología), que explicaba los cambios biológicos y geológicos ocurridos en la tierra como producto, no de cambios graduales, sino de cambios violentos, grandes catástrofes que ocurrieron en diferentes tiempos geológicos.

Lamarck y la primera Teoría Evolutiva

Contraponiéndose a la teoría Fijista, que sostiene la inmutabilidad de las

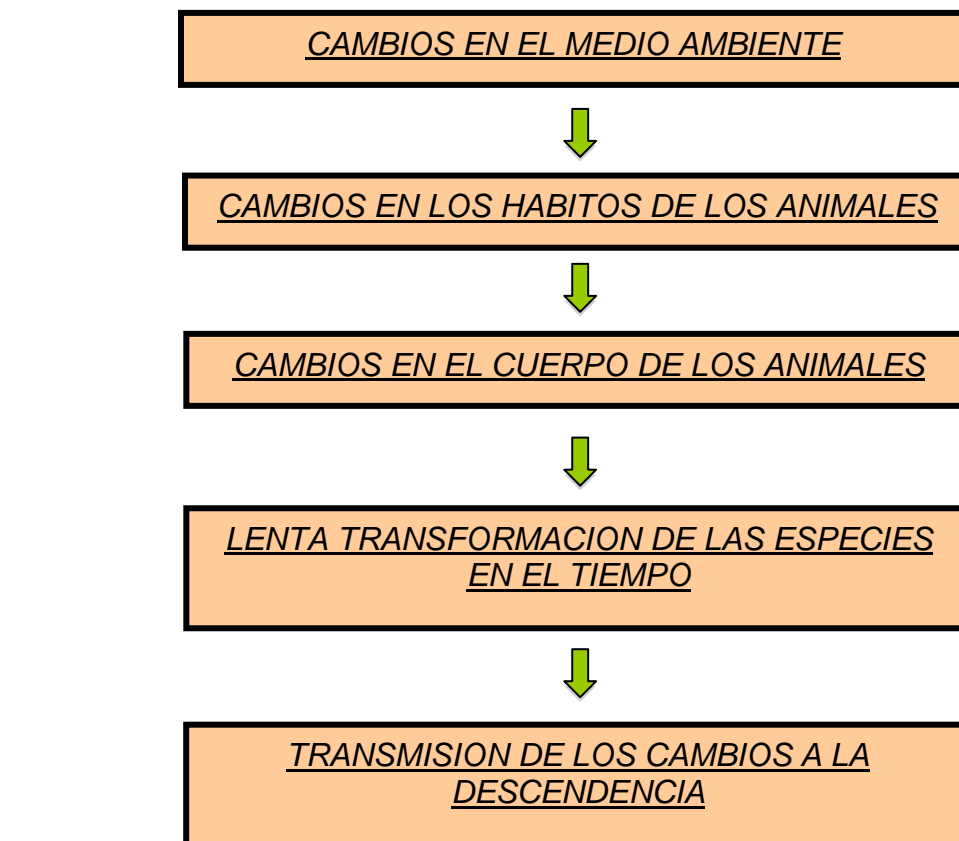
especies, se ubican los Evolucionistas, que aceptaron y trataron de explicar la idea de que las especies cambian a lo largo del tiempo. A principios del siglo XIX, Jean-Baptiste Lamarck postuló lo que se convertiría en la primera teoría científica de la evolución. En 1809 publicó un libro denominado “Philosophie Zoologique”, en el cual, se enunciaba la teoría de la transmutación de las especies. En el mismo, se explicaba la aparición de las formas sencillas de vida, en forma constante, por generación espontánea, negando la existencia de un ancestro común. En su libro reconocía que las especies estaban adaptadas a su ambiente y que una fuerza interna, vital, las llevaba a ser cada vez más complejas. De la misma forma, explicaba que esa fuerza vital de los organismos hacía que, el uso y desuso de un órgano determinado, podía provocar su pérdida o mayor desarrollo a lo largo del tiempo y las generaciones. Aceptaba, por lo tanto, que esos cambios podían ser heredados, produciéndose así, un fenómeno de adaptación lenta al medio. Por este motivo, se conoce también a esta teoría como de la “*Herencia de los caracteres adquiridos*”. Con la misma se explicaba que, esos caracteres adquiridos producirían adaptaciones lentas al medio ambiente, por parte de los organismos. Este mecanismo de adaptación fue conocido como Lamarckismo y su influencia en el pensamiento científico evolutivo llegó hasta el siglo XX.

Básicamente la Teoría de Lamarck se basaba en dos procesos fundamentales:

Los organismos van cambiando a lo largo del tiempo desde formas simples a otras más complejas.

Por otro lado, los cambios ocurridos en el medio, provocan una transformación de las especies.

Se podría resumir este proceso de cambio de la manera siguiente en una especie de “cascada” de sucesos.



Darwin-Wallace y la Evolución por Selección Natural

En 1858, una publicación conjunta en una revista científica de la época, firmada por Charles Darwin y Alfred Russel Wallace, daba a conocer una nueva teoría evolutiva que explicaba la aparición y transformación de los organismos por un proceso llamado *Selección Natural*. Esta teoría, a la cual los dos investigadores llegaron en forma independiente, fue posteriormente explicada en el libro de Darwin *El origen de las especies por selección natural* aparecido en 1859. A diferencia de la teoría de Lamarck, en esta nueva teoría, Darwin manejaba la idea de un ancestro común y un árbol de la vida muy ramificado. En su libro se condensan conocimientos contemporáneos relativos a la selección artificial para la crianza de animales, la geología, la morfología y la embriología. La idea a la que llegaron Darwin y Wallace de la Selección Natural como productora del proceso evolutivo, ya había sido anticipada por otros

científicos de su época, pero sus ideas no fueron conocidas por Darwin y Wallace cuando publicaron conjuntamente su teoría. Por ejemplo, William Charles Wells, en 1813 presentó un ensayo sobre evolución humana y en el mismo, reconocía el proceso de la Selección Natural. En una de las reediciones del libro de Darwin en 1861, este último autor reconoce que Wells había llegado a reconocer el principio de la Selección Natural antes que él, pero que lamentablemente esto no fue conocido por él, al publicar su libro del Origen de las Especies.

Esta nueva teoría del origen de las especies por selección natural tuvo su máxima difusión a partir de la publicación del libro de Darwin que realmente cambio la historia de la biología a nivel mundial. Es conocido que el extenso viaje de 5 años (1831-1836) que realizó Darwin a bordo del Beagle, tuvo un papel decisivo en la elaboración final de su teoría. Los patrones morfológicos que fue observando a lo largo de sus investigaciones fueron forjando los principales fundamentos de lo que después sería su teoría evolutiva. Su pasaje por las islas Galápagos fue, según su propio relato, lo que dio comienzo a la elaboración de su teoría. Al regresar a Inglaterra luego de 3 años publicó las crónicas de ese Viaje y tardó 20 años en publicar finalmente su teoría. Las ideas creacionistas dominaban el pensamiento científico de su época, y seguramente, la decisión de publicar una teoría que, iba sobre esas ideas y que declaraba que las especies no son inmutables, no era una decisión fácil de tomar. En una carta que el propio Darwin escribió a su amigo D. Hooker, 8 años después de su viaje y en la cual le habla de lo que había observado en las Islas Galápagos, sobre la distribución de organismos en general y de los mamíferos fósiles de América en particular, Darwin escribió. *“Decidí reunir a ciegas toda suerte de hechos que pudieran relacionarse de cualquier manera con que son las especies. He leído montones de libros de Horticultura y Agricultura y no he parado de recoger datos. Por fin han surgido destellos de luz y estoy casi convencido de que las especies no son inmutables (es como confesar un crimen)”*. Esto, sin duda demuestra, que la decisión de publicar su libro no fue algo que le resulto fácil. En 1958, unos cuantos años después de su viaje, Darwin recibió un manuscrito para evaluarlo. Al leerlo, se da cuenta

que su autor, Alfred Russel Wallace había llegado a similares conclusiones que las suyas. Wallace luego de investigaciones realizadas en la cuenca del río Amazonas y en el archipiélago Malayo había elaborado una teoría evolutiva por Selección Natural. El mismo Darwin opinó que esta teoría “es el mejor resumen imaginable de mis propias ideas”. Posteriormente, y luego de consultar previamente a Wallace, realizó una presentación pública ante la Sociedad Linneana de Londres, en julio de 1858, acreditando a Wallace como codescubridor. Ambos autores publicaron ese mismo año, un trabajo en el Journal de la Sociedad Linneana. presentando la Teoría de la Evolución. Al año siguiente en noviembre de 1959, Darwin publica su libro “El Origen de las Especies por Selección Natural”.

La Teoría presentada por Darwin en su libro trajo nuevos conceptos que explicaban el origen de las especies y la forma de actuar de la Selección Natural. Algunos de ellos son:

Las especies no fueron creadas en su forma actual. Las especies cambian continuamente, se originan y se extinguen.

Las especies similares se hallan relacionadas y descienden de un antepasado común.

El proceso evolutivo es lento y continuo, sin cambios drásticos.

La evolución es producida por un mecanismo que se denomina Selección Natural.

La selección natural funciona en dos fases consecutivas. La primera fase es la producción de variabilidad específica. La segunda, es la selección que hace la naturaleza de los más aptos, de los que poseen modificaciones que les permiten afrontar los cambios en el medio ambiente. Estos tendrán más posibilidades de sobrevivir y dejar descendencia, la que a su vez tendrá incorporadas las ventajas de sus antecesores.

Podemos finalmente resumir todo el proceso en tres palabras, *Variabilidad, Selección y Evolución*. En una población de una especie determinada normalmente hay individuos distintos entre sí, y esas diferencias le dan distintas posibilidades de adaptación (*Variabilidad*). En cada momento la naturaleza desarrolla un proceso (*Selección*), por el cual, las especies con mejores adaptaciones tienen mayor probabilidad de sobrevivir y reproducirse. Los individuos mejor adaptados se van volviendo más numerosos en la población y sus rasgos y características van cambiando la fisonomía de la población (*Evolución*).

Toda la teoría se sustenta en la existencia de variabilidad y justamente este era el único punto de la teoría, para la cual Darwin no tenía aún explicación. En la época en que la teoría fue publicada se tenía el concepto de *Herencia Mezclada* y esto se contraponía a la teoría. Se pensaba que, en cada reproducción, las características de los dos progenitores se unían y mezclaban en la descendencia y nunca más podrían separarse. Según un naturalista de la época, Fleeming Jenkin “*La Selección Natural no podía separar los fluidos de una mezcla*”. Esto recién se incorporará a la teoría, al ser redescubiertas las investigaciones de Mendel sobre genética en plantas, recién a mediados del siglo XX.

La teoría de Darwin generó, por lo tanto, muchas polémicas, no solo a nivel científico, sino también a nivel social. Esto último debido a las implicancias que se desprendían de su teoría, en cuanto al origen del hombre y su relación con los otros grupos de primates.

Teoría sintética de la Selección Natural: Neodarwinismo

En general, las discusiones surgidas en torno al libro de Darwin, por una parte, hicieron que los científicos de la época aceptaran rápidamente la idea de que los organismos evolucionan, pero no fue así con el mecanismo propuesto, la Selección Natural, que recién fue aceptada en la década de 1940. La gran

mayoría de los científicos de la época pensaban que había otros mecanismos por los cuales, las especies evolucionaban tales como: a herencia de caracteres adquiridos (*Neolamarquismo*), la presencia en las especies de un impulso innato que las hacía cambiar (*Ortogénesis*), o la aparición de grandes cambios por mutaciones (*Saltacionismo*). El redescubrimiento de los estudios de Mendel sobre genética, y su combinación con la teoría de Darwin, permitieron explicar la fuente de variación, y el surgimiento de una nueva disciplina: la *Genética de Poblaciones*, que posibilitó durante las décadas del 30 y el 40, el surgimiento de lo que se llamaría la *Síntesis Evolutiva Moderna*. Esta síntesis conocida como *Neodarwinismo*, une entonces el darwinismo clásico con la genética moderna y fue concebida por científicos de la época, por ejemplo George Gaylord Simpson, Ernst Mayr, Thomas Huxley, Theodosius Dobzhansky, etc.

La *Teoría Sintética de la Selección Natural* establece un rechazo a la herencia de los caracteres adquiridos, reconoce el gradualismo en la evolución y reconoce el funcionamiento de la selección natural con sus dos fases ampliadas:

Primera fase: con producción de mutaciones cromosómicas o variabilidad genética

Segunda fase: en la cual los individuos que poseen las características genéticas más favorables, son seleccionados, ya que pueden hacer frente a las exigencias ecológicas por tener una capacidad de supervivencia y de reproducción mayor que el resto de los organismos de una población determinada.

La Teoría Sintética reconoce entonces cinco procesos básicos:

Mutación Génica

Recombinación Génica

Cambios en la estructura y número de los cromosomas

Selección Natural

Aislamiento Reproductivo

La importancia que la presencia de variabilidad genética tiene en la evolución de las poblaciones fue cada vez más comprendida y valorada. La óptica con la cual se comienza a ver el fenómeno de la evolución, pasa del individuo a la población. Una población con suficiente variabilidad tiene más probabilidades de sobrevivir, ya que la presencia de esa variabilidad permite a sus integrantes resistir, acomodarse y adaptarse a los cambios ambientales. Posiblemente el ejemplo más clásico de evolución de una población, en tiempos históricos y visualización del efecto que en ella tiene la variabilidad genética, lo da el caso de las mariposas del abedul (*Biston betularia*) durante la revolución industrial en Inglaterra (Fig. 4-3). Estas mariposas son de color blanco con manchas oscuras y se apoyan sobre el tronco de los abedules, que suelen tener líquenes de color blanco. Esto hace que las mariposas se puedan camuflar y no ser comidas por los pájaros. Algunas mariposas poseen una mutación que las hace oscuras y estas si son depredadas fácilmente, porque se distinguen sobre los troncos claros.

Fig. 4-3 Ejemplares de Biston betularia.

Variedad común de color claro (izquierda) y ejemplar con mutación que altera el color haciéndolas oscuras (derecha)



Figuras tomadas de commons.wikimedia.org

En los años de la Revolución Industrial, el gran número de chimeneas que liberaban humo de carbón, fueron produciendo depósitos en los árboles que mataron a los líquenes. Por esto, los árboles quedaron oscuros y las mariposas más numerosas, que eran las claras, fueron depredadas con mayor facilidad.

Luego de aproximadamente 50 años un 99% de la población era oscura. Con el tiempo, cerca de 100 años más tarde, al desaparecer las fábricas que utilizaban carbón como combustible, los líquenes volvieron a cubrir los árboles y el proceso se invirtió, ya que lentamente la población de *B. betularia* comenzó a ser mayoritariamente de color claro.

Otras Teorías Evolucionista Neodarwinianas

En los años siguientes a la presentación de la *Moderna Teoría Sintética de la Evolución*, el mayor conocimiento de la genética de poblaciones, los estudios de variabilidad poblacional, el mayor conocimiento de las mutaciones y los estudios biogeográficos y sistemáticos permitieron un gran desarrollo de modelos evolutivos. Más allá de la gran aceptación de esta nueva teoría, fueron surgiendo otras basadas fundamentalmente en la interpretación de los cambios producidos y en la valoración de las mutaciones. Por otra parte, el Creacionismo, no fue dejado totalmente de lado y existen aún en la actualidad grupos que rechazan la selección natural manteniendo la idea de la creación del hombre y las especies en un diseño inteligente de un ser superior.

Teoría del Equilibrio Puntuado o Saltacionismo

Esta teoría fue publicada por Niles Eldredge y Stephen Jay Gould en 1972 y establece que la evolución no se produce gradualmente sino a saltos. Hay periodos en los que, las especies no producen cambios, las especies estarían en una etapa de *estasis* en equilibrio o con cambios menores. En otros momentos, y en general después de las grandes extinciones, se producen cambios y las especies forman muchas otras especies nuevas. Esta teoría se basa entre otras cosas, en que el registro fósil no aporta, en general, pruebas

de un cambio gradual dentro de los grupos. La teoría no discute el carácter gradual de la evolución sino que se niega su ritmo uniforme.

Las diferencias entre la "*Teoría Sintética*" y la "*Teoría del Equilibrio Puntuado*" se pueden dividir en dos aspectos, por un lado, el tiempo de evolución que para unos es rápido y para los primeros más lento y en segundo lugar al modo en que la evolución actúa. Para los *Neodarwinistas* la evolución se produce siguiendo un patrón lineal llamado filogenético, mientras que para los *Saltacionistas*, la evolución de las especies, se produce en mosaico siguiendo un patrón ramificado (Fig. 4-4). Además la falta de formas intermedias en el registro fósil es otra prueba que los saltacionistas toman para fundamentar su teoría. Los gradualistas explican este fenómeno por las imperfecciones del registro geológico, mientras que para los saltacionistas, este hecho sería una consecuencia directa del modo en que las especies evolucionan, es decir de a saltos, lo que imposibilita el hallazgo de formas intermedias porque en realidad nunca existieron.

Teoría Neutral de la Evolución

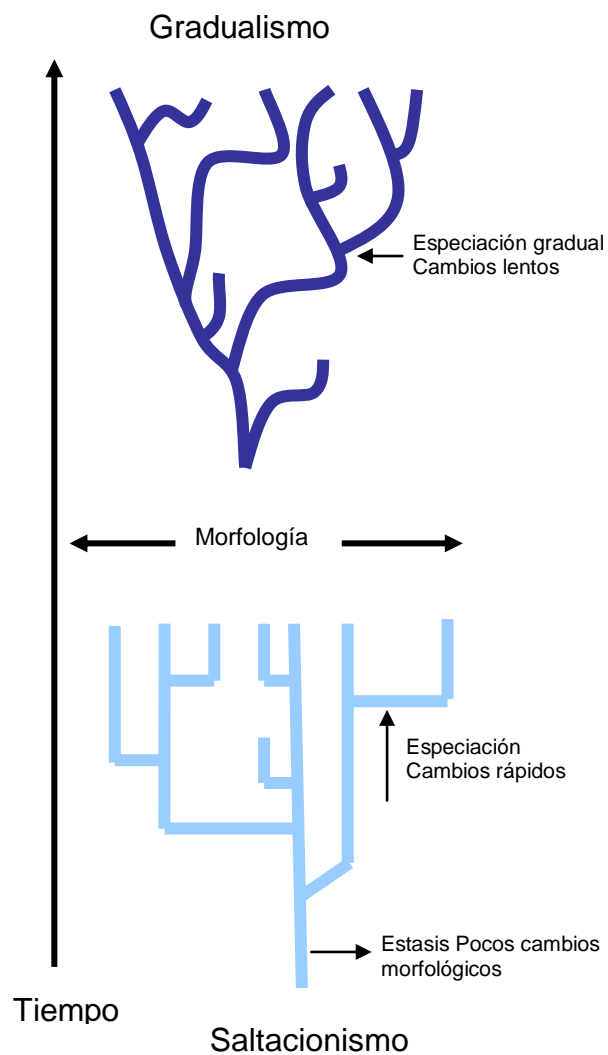
A partir de mediados del siglo XX se produjo un desarrollo geométrico de la biología molecular, que trajo aparejado un conocimiento mucho más profundo de los genes, los ácidos nucleicos, y su correlación con las secuencias de proteínas. Al mismo tiempo y apuntalando este conocimiento se desarrollaron técnicas cada vez mejores y mas perfeccionadas para analizar el ADN, ARN y las proteínas. Todos estos adelantos permitieron trasladar sus resultados crecientes al campo de la evolución y de la teoría sintética. En los años 60 dos bioquímicos, Linus Pauling y Emile Zuckerkandl, propusieron la *hipótesis del reloj molecular*, que permite calcular el tiempo transcurrido desde que dos especies divergen, analizando las diferencias en las secuencias de proteínas homólogas. Aplicando todos estos nuevos conocimientos surgió una nueva teoría llamada *Teoría Neutralista de la Evolución*. La teoría fue propuesta por

el investigador Mooto Kimura en 1968, basándose en los siguientes principios:

La mayoría de los cambios que ocurren en el ADN no tiene importancia para la selección natural ya que no tienen ningún efecto sobre la función de las moléculas.

Es el azar más que la Selección Natural quien determina las variaciones y por lo tanto, el hecho de que se mantengan generación tras generación.

Fig. 4-4 Gradualismo y Saltacionismo



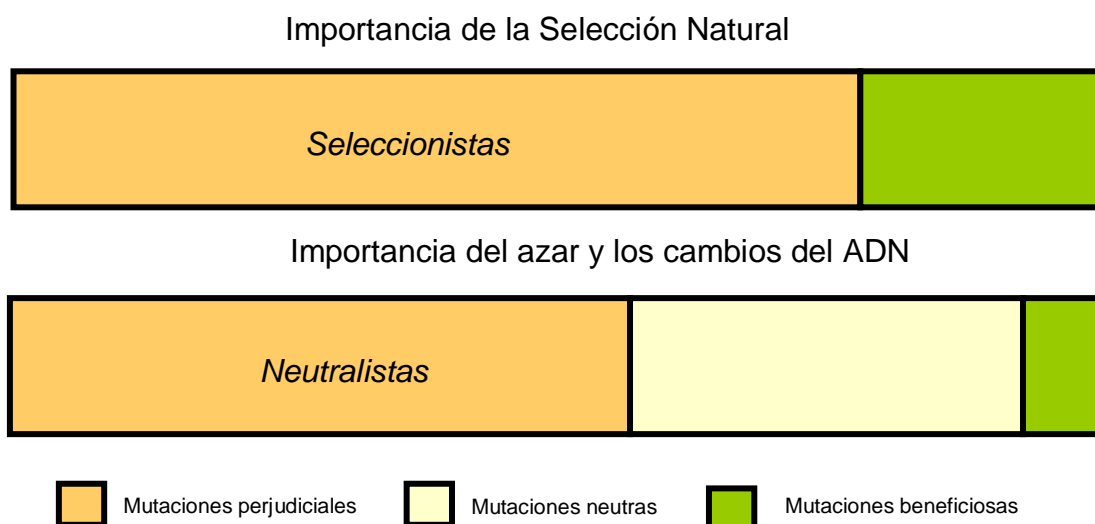
Esta teoría establece que, al menos a nivel molecular, la mayoría de las mutaciones genéticas no son ni beneficiosas ni perjudiciales (*neutras*), y que la deriva genética (ver más adelante), y no la selección natural, es la responsable de gran parte del cambio genético. La hipótesis del reloj molecular y la teoría neutralista crearon muchas controversias y generaron el debate neutralismo-seleccionismo sobre la importancia de la deriva genética y la selección natural, que se postergó durante mucho tiempo sin una resolución. Ya al principio de los años 60, algunos biólogos evolutivos tradicionales como Mayr, Dobzhansky y Simpson consideraban a la biología molecular como una creciente amenaza mostrándose no partidarios de estas ideas. Mas allá de todas estas discusiones y controversias, Kimura y sus seguidores siempre pensaron que las dos teorías son compatibles: "La teoría no niega el papel de la selección natural en la determinación del curso de la evolución adaptativa"

La verdadera novedad del neutralismo no es establecer un nuevo proceso de selección sino sostener a la deriva genética, que consiste en un cambio aleatorio en las frecuencias de genes alelos en una población, como motor principal de la evolución molecular. La selección natural seguiría actuando pero con un papel secundario. Kimura observó que en las poblaciones existen muchos genes son polimórficos, es decir con muchos alelos, pero que ellos no generan todos proteínas diferentes. Según esta teoría algunas mutaciones pueden propagarse en la población sin tener ventaja selectiva y serían consideradas neutras, ya que no tienen mayor o menor ventaja que los genes a los cuales sustituyen. Estos genes dependen para expresarse totalmente del azar y por lo tanto, los cambios debidos a la deriva génica, dentro de una población llegarían a ser más importantes que aquellos debidos a selección natural (Fig. 4-5).

Variabilidad genética: mutaciones, recombinación, flujo génico, deriva génica

Las especies actuales que habitan la Tierra provienen de otras especies distintas ancestrales, que se modificaron a lo largo del tiempo. A este proceso de descendencia con modificación, se lo denomina *evolución biológica*. En el transcurso de las transformaciones de unas especies en otras descendientes se incluyen además fenómenos de extinción, que abarcan a la gran mayoría de las especies que han existido.

Fig. 4-5 Importancia de las mutaciones bajo la óptica “Seleccionista” y “Neutralista”



Las variaciones en el seno de las poblaciones de una especie constituyen las bases sobre la cual se creará toda la diversidad biológica. Las diferencias existentes entre los organismos de una especie, son las que, al amplificarse en espacio y tiempo, llevarán a la creación de nuevas poblaciones, especies y por ende, a toda la biodiversidad existente.

La *variabilidad genética* constituye la materia prima del proceso evolutivo, es decir del cambio que opera en las poblaciones a lo largo del tiempo. Fenómenos tales como, las mutaciones, la recombinación, el flujo génico y la deriva génica contribuyen a esa variabilidad.

Mutaciones

Las *mutaciones* consisten en “errores de copia” en el proceso de replicación del ADN. Se producen de manera espontánea y al azar con una baja incidencia por gen, aunque si se las considera por generación y globalmente su número es alto.

Se calcula que la tasa de mutación por nucleótido es de 10^{-9} (1 mutación cada mil millones de pares de bases), como nuestro *genoma* está compuesto por unos 3000 millones de pares de bases, cada gameta puede presentar un promedio de 3 mutaciones. Si esto se calcula en base a la población mundial (más de 6500 millones de personas) evidentemente la variabilidad que se incorpora en cada generación a nivel mundial es muy alta.

Existen distintos tipos de mutaciones que se dan en tres niveles diferentes: *molecular*, *cromosómico* y *genómico*. Las *moleculares* también llamadas *génicas* o *puntuales*, son las que se producen cuando se altera la secuencia de bases nitrogenadas de los genes.

Pueden darse por sustituciones de bases de dos tipos principales: *transiciones* cuando cambia una base púrica por otra púrica o pirimídica por pirimídica y *transversiones* cuando cambia una base púrica por otra pirimídica o viceversa (Fig. 4-6).

Además de sustituciones pueden producirse pérdida o ganancia de bases, conocidas como *deleciones* e *inserciones* respectivamente, o desfaseamiento de la secuencia de bases denominadas *inversiones* o *translocaciones* (Tabla 4-1).

Fig. 4-6 Mutaciones puntuales: sustituciones

Transiciones	Transversiones
G ↔ A	G ↔ C A ↔ C
C ↔ T	C ↔ T A ↔ T

Las mutaciones *cromosómicas* (Fig. 4-7) afectan a segmentos del cromosoma y producen:

Duplicación: repetición de un segmento cromosómico.

Delección: pérdida de un segmento cromosómico intercalar o terminal.

Inversión: un segmento gira 180° sobre sí mismo y se coloca en forma invertida, alterando el orden de los genes.

Translocación: Intercambio de segmentos entre cromosomas no homólogos, que puede ser o no recíproca.

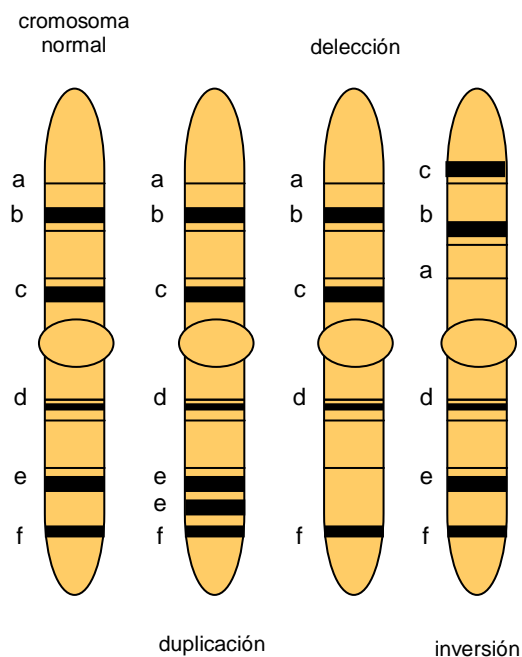
Inserción	ACT*GATT	→	ACTCCTGATT
Delección	CTAATGTT	→	CTGTT
Translocación	TAGGTGTA	→	TAGTGGTA
Inversión	CTAGTATT	→	CTTGAATT

Tabla 4-1 Otro tipo de mutaciones puntuales

Las mutaciones *genómicas* afectan al número de cromosomas, pudiendo afectar a la totalidad de los mismos, *euploidía* o a cromosomas individuales,

aneuploidía. En la *euploidía* puede aumentar el número de juegos cromosómicos, *poliploidía*, o reducirse a una sola serie, *haploidía*. La *aneuploidía* se da cuando los cromosomas homólogos no se separan y ambos se incorporan a una misma gameta. Cuando esta gameta se fecunda se originará un cromosoma triplicado (*trisomía*); de igual forma también habrá gametas que tendrán un cromosoma menos y, por ello, cuando fecunden a otra normal, el individuo tendrá un cromosoma menos (*monosomía*).

Fig.4-7 Mutaciones cromosómicas

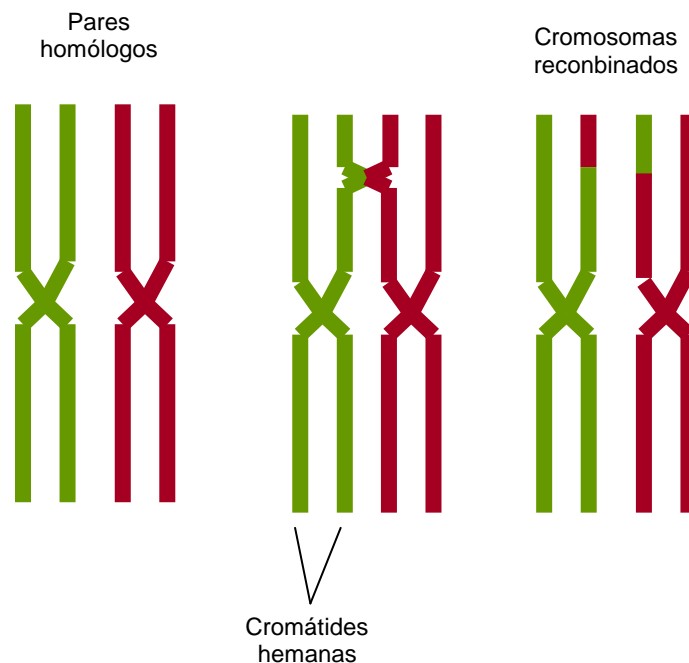


Recombinación

En los animales de reproducción sexual, la formación de gametas (gametogénesis) comprende el proceso de *entrecruzamiento* o *crossing over* (Fig. 4-8). Este se da en la profase de la primera división meiótica y consiste en el intercambio de fragmentos entre cromosomas homólogos, de tal manera que las cromátides hermanas de cromosomas homólogos dejan de ser genéticamente idénticas.

El entrecruzamiento permite así la recombinación del material genético de los progenitores. A partir de este, el cromosoma homólogo materno contiene partes del cromosoma homólogo paterno y viceversa. Este suceso aumenta la variabilidad genética, con consecuencias cruciales para el proceso evolutivo.

Fig. 4-8 Entrecruzamiento o crossing over



Flujo génico

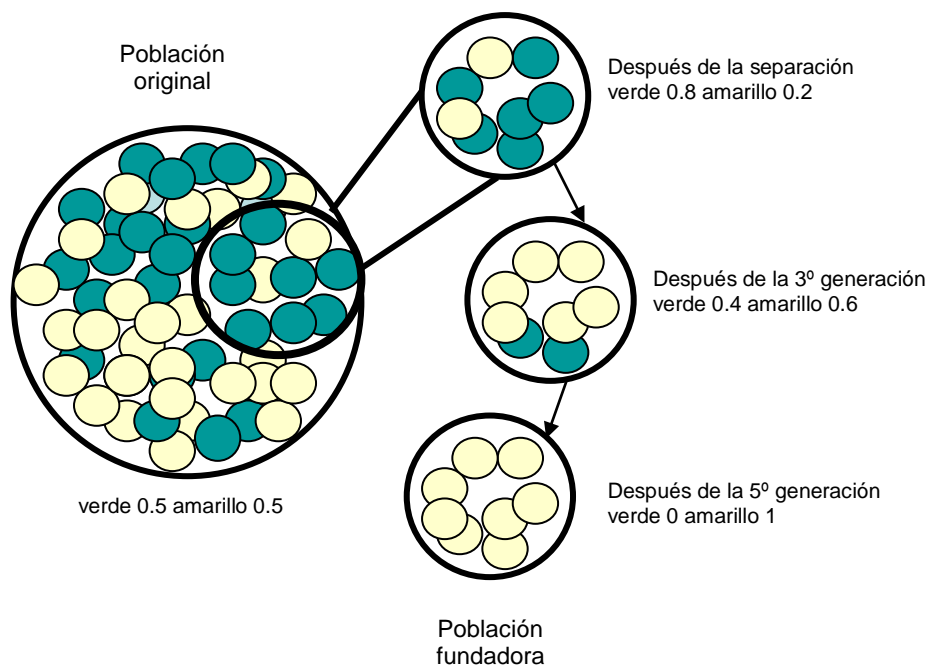
Los animales pueden moverse o migrar a nuevas poblaciones. Si estos organismos se reproducen en las nuevas poblaciones originan un intercambio de genes entre poblaciones, proceso conocido como *flujo génico*.

Este flujo puede introducir nuevos alelos o variar la frecuencia de los mismos en una población. Las diferencias entre dos poblaciones en las que se establecen estos flujos tienden a diluirse. Por lo tanto, pueden contrarrestar los efectos de otras fuerzas evolutivas que tiendan a diferenciar los reservorios génicos de una población.

Deriva génica

Es el proceso por el cual varían las frecuencias alélicas en las poblaciones a lo largo del tiempo. Generalmente origina la pérdida de los alelos menos frecuentes y la fijación de los más frecuentes resultando en la disminución de la diversidad genética de la población. Se deben a fenómenos por azar y es fundamentalmente evidente en poblaciones pequeñas o fragmentadas.

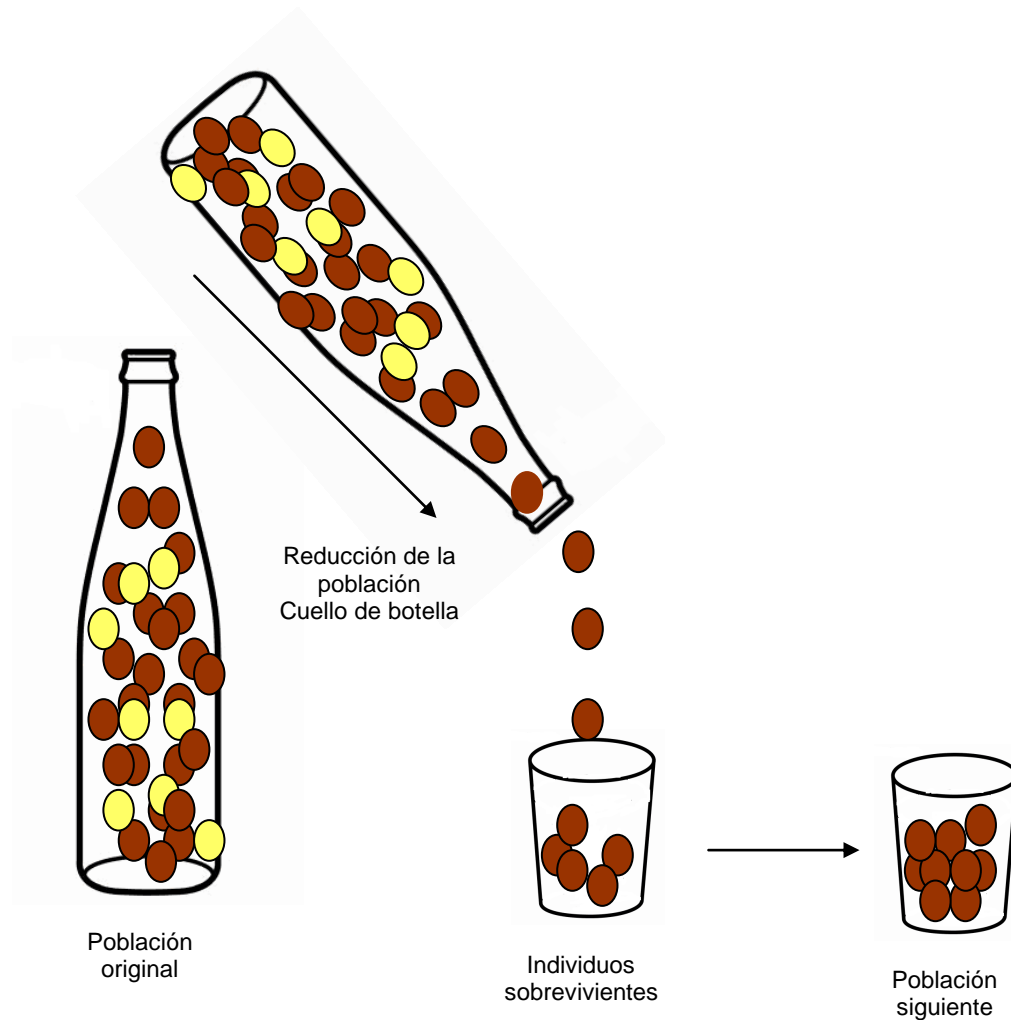
Fig. 4-9 Efecto del fundador



Puede suceder que, cuando una población se divide en otra más pequeña, las frecuencias alélicas del nuevo grupo no sean representativas de la población original. Así algunos alelos raros, es decir, menos frecuentes, pueden estar representados en exceso o perderse totalmente en la nueva

población. Posteriormente cuando esa población aumente de tamaño tendrá entonces, un reservorio genético diferente al de la población que la originó. Este fenómeno se conoce como *efecto del fundador* (Fig. 4-9).

Fig. 4-10 Efecto cuello de botella



En otros casos puede suceder que una población baje su número drásticamente, produciéndose el proceso conocido como *cuello de botella* (Fig. 4-10). En estos casos, este fenómeno puede entonces llevar a la pérdida definitiva de ciertos alelos o al incremento de sus frecuencias. Un ej. de este proceso es el elefante marino septentrional, que fue sometido a presión de caza, a tal punto que casi llega a extinguirse, a fines del siglo XIX. Luego al ser

declarada especie protegida su número comenzó a aumentar a partir de unos pocos sobrevivientes, pero estudios genéticos actuales demuestran una pérdida considerable de la variabilidad genética de sus poblaciones.

Origen de las especies – Concepto

Debido a la enorme diversidad de organismos se han propuesto alrededor de veinte definiciones o conceptos de especies. Entre los más aceptados se destacan:

Concepto morfológico de especie: conjunto de individuos morfológicamente similares, con una distribución geográfica definida y separadas de otras por discontinuidades morfológicas.

Concepto biológico de especie: grupo de poblaciones naturales, interfértiles, genéticamente similares y aisladas reproductivamente de las demás.

Los mecanismos de aislamiento reproductivo impiden el flujo génico entre poblaciones de especies distintas. Pueden ser *precigóticos: de hábitat, temporales o etológicos*, ya que las parejas no se unen porque se encuentran en ambientes diferentes, presentan distintas épocas de floración o celo o diferencias en los comportamientos reproductivos respectivamente. También existen mecanismos *postcigóticos: mortalidad cigótica, mortalidad o esterilidad híbrida*, en estos casos las cigotas y los híbridos mueren o si sobreviven, no pueden reproducirse.

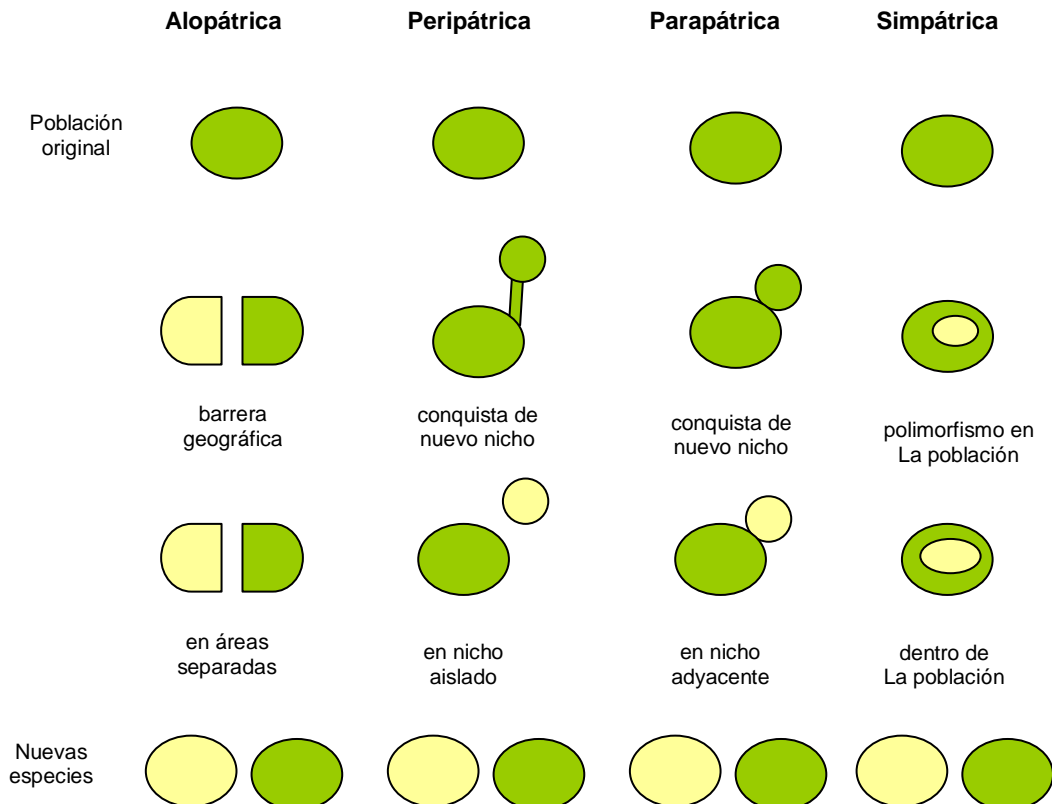
Las especies según su distribución pueden ser *simpátricas*, con áreas de distribución superpuesta, *alopátricas* con áreas de distribución no superpuesta y *parcialmente simpátricas* con áreas de distribución parcialmente superpuesta. Otras son *polimórficas*, presentan morfos poblacionales distintos, *politépicas*, con amplia distribución y varias subespecies o razas geográficas, crípticas o gemelas sin diferencias morfológicas de otras especies próximas.

Tipos de Especiación

La especiación es el proceso por el cual surgen nuevas especies a partir de especies ancestrales. En estos se produce algún tipo de aislamiento reproductivo, que lleva a la interrupción del flujo génico y la consecuente divergencia genética que llevaría a la formación de especies nuevas. Existen varios modelos de especiación (Fig. 4-11). Los que se dan gradualmente o por divergencia son:

Especiación alopátrica: se forma una barrera geográfica (ríos, elevación, lagos, etc.) que divide a una población en dos o más, interrumpiendo su flujo génico. Ambos grupos comienzan a diferenciarse gradualmente, a tal punto que transcurrido el tiempo, ya no pueden reproducirse, aún cuando la barrera haya desaparecido.

Fig. 4-11 Tipos de especiación



Especiación parapátrica: se da entre poblaciones que se encuentran en territorios contiguos con diferencias ecológicas marcadas y sin barreras geográficas. Debido a presiones selectivas diferentes en cada una de estas zonas, puede originarse una mayor diferencia genética y por lo tanto, surgir nuevas especies.

Especiación simpátrica: se da en especies polimórficas que viven en áreas heterogéneas. Las barreras que se originan no son geográficas sino ecológicas o etológicas. Las poblaciones se adaptan a distintos microambientes. Los híbridos de las distintas poblaciones tienen una menor aptitud que los morfos parentales, por lo que las poblaciones comienzan a diferenciarse gradualmente, pudiendo convertirse con el tiempo en nuevas especies. También existen procesos de especiación instantáneos:

Especiación peripátrica: se da cuando un pequeño número de individuos funda una nueva población. Si este nuevo grupo presenta una constitución genética diferente a la población original, se puede establecer algún tipo aislamiento reproductivo con la población inicial y establecerse una nueva especie.

Especiación por hibridación: se da cuando aparecen organismos poliploides, como consecuencia de la unión de gametas que no han experimentado reducción del número cromosómico durante la meiosis. Estos poliploides pueden originar nuevas especies ya que se reproducen entre sí, pero no con las especies parentales. Si bien este fenómeno es raro se ha dado en algunos caracoles, lombrices y planarias.

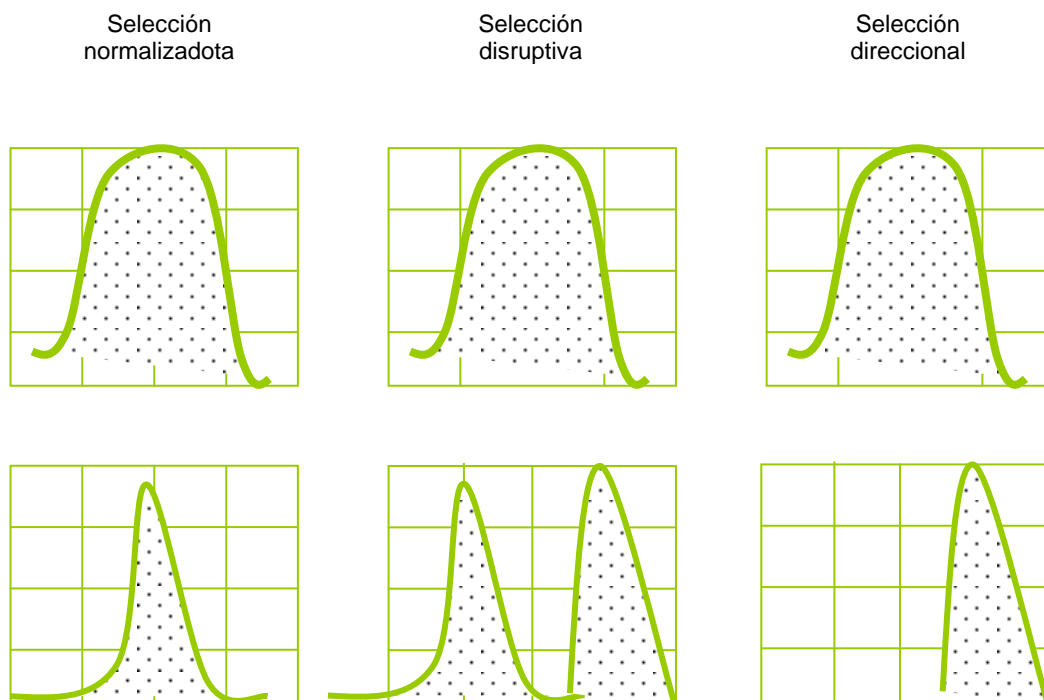
Selección natural

La *Selección Natural* como vimos se define como la reproducción diferencial de unas variantes genéticas, respecto a otras, para explicar las adaptaciones

complejas y las características de los seres vivos. Para que la selección actúe en las poblaciones biológicas, estas deben cumplir algunas condiciones como: presentar *variación fenotípica*, ya que los distintos organismos de una población difieren en sus características morfológicas, fisiológicas y etológicas. Otra condición es que presenten *eficacia biológica diferencial*, es decir que determinados fenotipos tengan mayores posibilidades de descendencia y/o supervivencia. Finalmente se requiere que la variación fenotípica sea el reflejo de la *variabilidad genética*, de tal manera que los fenotipos seleccionados puedan transmitirse a las siguientes generaciones.

La selección es un proceso acumulativo que permite incorporar pequeños cambios, generación tras generación, hasta obtener estructuras más complejas. Como resultado de la selección natural surgen entonces *adaptaciones* que les permiten a sus portadores, sobrevivir o reproducirse diferencialmente, respecto al resto de los organismos de la población. Existen distintos tipos de selección natural (Fig. 4-12):

Fig. 4-12 Tipos de selección natural



Selección normalizadora: los individuos con mayor aptitud son los que presentan los fenotipos intermedios, por lo tanto, aquellos con características extremas son desfavorecidos. Ej. el tamaño de la nidada de algunas aves, el peso de las crías al nacer, etc.

Selección disruptiva: es la que se da cuando se ven favorecidos los tipos extremos de una población, que puede dar a largo plazo la formación de especies distintas. Ej. los machos del salmón plateado de menor y mayor talla se ven favorecidos durante el desove, porque los de mayor tamaño al competir con otros ganan y los de menor tamaño pueden esconderse y verse también beneficiados respecto a los de talla intermedia.

Selección direccional: favorece un incremento constante en la proporción de individuos con una característica fenotípica determinada. Ej. el melanismo industrial.

Selección dependiente de la frecuencia: disminuye la frecuencia de los fenotipos más comunes e incrementa la de los menos comunes. Favorece la variabilidad genética. Ej. depredadores que capturan las presas más abundantes de determinada coloración, como consecuencia de la caza el número de individuos disminuye y entonces los depredadores comienzan a depredar las presas que presentan la otra coloración, debido a que pasaron a ser las más abundantes.

Selección sexual: este proceso se presenta de dos formas, la selección *intrasexual*, que establece la competencia de un sexo, en general los machos, para aparearse con el sexo opuesto y la *intersexual*, donde un sexo, en general las hembras, seleccionan activamente a su pareja y favorecen a los machos que presentan determinadas características.

Microevolución y Macroevolución. Evolución Gradual y Discontinua

El cambio evolutivo que se produce a nivel de las poblaciones es lo que se conoce como *microevolución*. Mientras que, las transformaciones que se dan en las especies y en los taxones supraespecíficos constituyen lo que se denomina *macroevolución*.

Algunos autores como Eldredge y Gould propusieron que la evolución ocurre en distintos niveles y a través de distintos procesos en cada uno. Así como, en las poblaciones actúa la selección natural, que produce el éxito reproductivo diferencial de los individuos, en los niveles macroevolutivos se llevarían a cabo procesos análogos, como la selección de especies, cuyas unidades de acción son las especies. Ciertas características de las especies tales como el tamaño, proporción de sexos, composición de edades, distribución espacial, tasas de mutación, composición genética etc. producen diferencias en las tasas de especiación y extinción, lo que originan patrones de cambio distintos dentro de un linaje determinado a lo largo del tiempo. Las principales evidencias del cambio evolutivo a nivel macroespecífico provienen del registro fósil. Al igual que en los procesos microevolutivos, en algunos linajes los cambios se produjeron gradualmente, es decir, pequeños cambios en las características de las especies a lo largo del tiempo. Sin embargo, muchos otros grupos no presentan este patrón de cambio. En algunos linajes se evidencian eventos de diversificación precedidos, generalmente por, episodios de extinción masiva, en los que no desaparecen solamente algunas especies sino grupos enteros que pueden abarcar géneros o incluso familias enteras.

Algunas veces grupos de organismos no emparentados, que ocupan ambientes similares, se parecen entre sí. La aparición de características adaptativas equivalentes, a través de historias evolutivas separadas, se debe a presiones selectivas similares. En estos casos se considera que los grupos sufrieron *evolución convergente*. Un ejemplo lo constituyen los peces y los

mamíferos cetáceos (ballenas, delfines orcas, etc.) con semejanzas a nivel de su anatomía externa, pero que evolucionaron en linajes independientes.

La *evolución divergente* se produce cuando una población, o una parte de ella, queda aislada del resto de la especie, y debido a presiones selectivas diferentes o por azar, sigue un camino evolutivo independiente. Por ej. hace 1,5 millones de años, el oso pardo se distribuyó por todo el hemisferio norte. Como consecuencia de la gran dispersión, un grupo se separó del grupo original y por presiones selectivas diferenciales, que llevaron al aislamiento reproductivo, se originó una nueva especie, el oso polar.

Si a lo largo de períodos prolongados operan cambios graduales, se producen patrones transformación a escala macroevolutiva llamados *cambios filéticos* o *anagénesis*. De esta manera en la rama del árbol evolutivo aparecen segmentos que corresponden a especies sucesivas, que se reemplazan unas a otras llamadas *cronoespecies*.

Los procesos de divergencia que pueden conducir a nuevas especies, se representan como nuevas ramas en los árboles genealógicos. Este patrón de cambio se denomina *cladogénesis*, las especies así originadas corresponden a los descendientes contemporáneos de un antecesor común que se diversificó de manera gradual.

Los cambios evolutivos no siempre se producen de manera continua y gradual sino que, en algunos casos, se presentan episodios o “pulsos” de especiación, donde se dan incrementos súbitos de la diversidad. En el registro fósil existen muchos casos de diversificación repentina o también llamada *radiación adaptativa*. Las aves, los mamíferos constituyen ejemplos bien conocidos. Se considera que la radiación adaptativa es una combinación de procesos de cladogénesis intensa más cambios filéticos.

Cuando se analiza la historia de la diversidad biológica sólo una pequeña fracción de las especies que han vivido alguna vez están presentes en la actualidad. Se calcula que las especies vivientes representan menos del 0,1% del total de especies que han existido a lo largo de la historia de la vida en la Tierra. Por lo tanto las extinciones son un fenómeno frecuente y documentado en el registro fósil. La mayor extinción masiva ocurrió entre finales del Pérmico

y principios del Triásico, hace unos 248 millones de años y cuando se extinguieron el 85% de las especies que vivían entonces.

Para explicar estos cambios en el registro fósil, autores como Eldredge y Gould propusieron, la teoría de los *equilibrios puntuados*, que sostiene que las especies permanecen largos períodos sin modificaciones (*estasis*), interrumpidos por cambios instantáneos de surgimiento de nuevas especies.

Se puede afirmar entonces que la evolución es un proceso complejo de eventos o acontecimientos únicos, que interactúan en forma exclusiva y que no se pueden anticipar. Carece de finalidad o dirección y no conduce al “progreso” de la vida sino al aumento de la biodiversidad.

CAPITULO V

CLASIFICACIÓN DE LOS ORGANISMOS

Concepto de "Bauplan"

El término alemán "Bauplan" significa literalmente plan estructural o diseño. Sin embargo cuando, se hace referencia al bauplan de un animal, no sólo se hace hincapié al plan corporal, sino que es más que eso. Este concepto engloba la esencia estructural y arquitectónica, así como el aspecto funcional de un diseño. Si un organismo "funciona" todos sus componentes deben ser compatibles, tanto funcional como estructuralmente.

Todos los animales deben lograr ciertas tareas básicas con el fin de sobrevivir y reproducirse. Las estrategias que implementan para mantener la vida, si bien son muy variadas, se basan en pocos principios biológicos, físicos y químicos. Es decir, que existen restricciones impuestas por bauplans particulares, y por lo tanto, los animales tienen un número limitado de disponibilidades para llevar a cabo sus funciones vitales.

El concepto de bauplan expresa tanto por un lado, la noción de estabilidad morfológica y por el otro, que ciertos aspectos la morfología embrionaria y / o del adulto pueden variar más que otros. De esta manera el bauplan puede entenderse como el plan estructural común dentro un determinado taxón.

Los bauplans deben considerarse como conjuntos de planes corporales, dentro de un sistema ancestro-descendiente. Por ej. las tortugas presentan un bauplan diferente al de otros reptiles, pero todos comparten el bauplan reptiliano. Por lo tanto, los bauplans surgen de la mezcla de caracteres ancestrales (plesiomórficos) y derivados (apomórficos).

El plan corporal de un animal se refiere a la disposición interna de sus tejidos, órganos y sistemas, a su simetría, al número de extremidades y

segmentos corporales que posee. En general el Bauplan de los animales se encuentra conformado por los siguientes aspectos:

Simetría corporal: esférica, radial, bilateral

Capas corporales: diblásticos (ectodermo y endodermo), triblásticos (ectodermo, endodermo y mesodermo)

Cavidades corporales: Acelomados, Celomados

Arquitectura digestiva: Sacular, Tubular

Niveles de organización

Ante la gran diversidad animal, a lo largo del tiempo surgieron distintos métodos de agrupación de los animales. Según la complejidad de su organización se han propuesto tres niveles de organización dentro del Reino Animalia: *nivel celular dependiente, nivel tisular y nivel de órganos y sistemas.*

Nivel celular dependiente: está constituido por células que presentan diversificación y dependencia funcional del resto de las células que forman el organismo. Estas células no pueden vivir aisladamente y requieren de las demás para llevar a cabo las funciones vitales. Son ej. de este nivel de complejidad las esponjas (Porífera).

Nivel tisular: en estos animales las células se interrelacionan y forman verdaderos tejidos (epitelial, muscular, nervioso, etc.), entendiéndose por *tejido* al conjunto de células especializadas que cumplen funciones similares. Evolutivamente la complejidad tisular aparece en el grupo de los Cnidarios (anémonas, medusas, corales, etc.).

Nivel de órganos y sistemas: en el resto de los animales la integración de los tejidos forma los órganos que se agrupan en sistemas, que cumplen funciones específicas (sistema circulatorio, digestivo, excretor, nervioso, reproductor, respiratorio, etc.).

Criterios de clasificación

Con el objeto clasificar la biodiversidad animal, es decir agruparlos en base a sus atributos o características que presentan en común, es indispensable conocer los diferentes planes de organización de los principales grupos. Entre estas características se destacan: la *simetría*, *cefalización*, *metamería*, y presencia o ausencia de *cavidades corporales*:

Simetría: consiste en el arreglo espacial que presentan las partes componentes de un organismo. Algunos tienen formas tan irregulares que se los denomina *asimétricos*.

En algunos animales como los Cnidarios (hidras, medusas, etc.) presentan *simetría radial*. En este caso el cuerpo se divide en partes simétricas o iguales, por varios planos que pasan por el eje longitudinal del cuerpo. Existen variantes de acuerdo a la cantidad de planos que producen mitades especulares. Si pueden considerarse cinco planos se habla de *pentarradial* por ej. en Equinodermos (estrellas de mar erizos de mar, etc.).

Otro tipo es la *birradial* o *radiobilateral* cuando se pueden pasar uno o dos planos de simetría ej. en Cnidarios (anémonas). En la mayoría de los animales aparece la *simetría bilateral*, en estos es un único plano, el sagital, que divide al cuerpo en dos mitades iguales, derecha e izquierda. El plano transversal corta al animal en dos extremos no simétricos, anterior y posterior, al igual que el frontal que, lo divide en dorsal y ventral.

Cefalización: los animales que presentan simetría bilateral se desplazan hacia delante, de tal manera que, uno de sus extremos es el que recibe primero los estímulos del medio ambiente, y por lo tanto, presentan una gran concentración del sistema nervioso y receptores sensoriales. Este fenómeno se conoce como *cefalización* y da como resultado la formación de una cabeza, que permite captar y responder más rápidamente a los estímulos.

Metamería: es la división del cuerpo de un animal en segmentos, también llamados somitos o metámeros. Si los segmentos son semejantes se denomina *metamería homónoma* y se da por ej. en los Anélidos. En el caso de no ser equivalentes entre sí se llama *metamería heterónoma*, ej. Artrópodos.

Cavidades corporales: los animales estructuralmente más complejos desarrollaron una cavidad interna conocida como *celoma*, que otorga ciertas ventajas relacionadas con, facilitar la circulación interna, permitir el aumento del tamaño y una mayor movilidad de los órganos internos. Esta cavidad está tapizada por el *mesodermo* (tercera hoja embrionaria), que origina dos capas, una llamada *somatopleura*, que se ubica pegada al ectodermo y la otra *esplacnopleura*, que se encuentra junto al endodermo, denominándose a ambas con el nombre de *peritoneo*. Los órganos internos no quedan libres dentro de la cavidad, sino que se unen a las paredes corporales a través de los mesenterios. El celoma corresponde a la cavidad secundaria del cuerpo debido a que reemplaza a la que se origina primero durante el desarrollo embrionario, en el estadio de blástula, denominada *blastocel*. A los animales celomados o eucelomados se los divide en dos grupos según como se origina el celoma: los *enterocelomados* (Ej. Equinodermos y Cordados) y los *esquizocelomados* (Ej. Moluscos, Anélidos, Artrópodos).

Existen animales que carecen de celoma, por lo que se denominan *acelomados*. En los gusanos planos (Platelmintos) los órganos internos están completamente rodeados por el mesodermo, que forma una masa sólida de tejido, por lo que se denominan *acelomados compactos*. En los Nematodos, si bien presentan una cavidad corporal, que no es el celoma, sino que corresponde a remanentes del blastocel embrionario, por ello se los denomina *acelomados fluidos* o *blastocelomados*.

Categorías taxonómicas

La Taxonomía es la rama de la biología que se encarga del estudio de la teoría y práctica de la clasificación. En la actualidad, el término Sistemática se utiliza en el mismo sentido, ya que ese encarga de establecer clasificaciones que agrupan a la diversidad de los organismos y de las relaciones genealógicas que se establecen entre ellos. Clasificar significa agrupar a los organismos, de acuerdo a sus atributos o caracteres en común, y que a su vez permitan diferenciarlos de los miembros de otros grupos.

Las clasificaciones biológicas son naturales, ya que, contemplan numerosos caracteres que representan el ordenamiento natural, que queda de manifiesto a través de las relaciones de parentesco entre los distintos grupos de organismos. Son también jerárquicas debido a que incluyen niveles o rangos subordinados denominados *categorías taxonómicas*, donde se ubican los organismos que son los *taxones o taxa*.

En la actualidad se reconocen siete categorías taxonómicas para Zoología: reino, phylum, clase, orden, familia, género y especie. A estas se suman otras no obligatorias que se forman con los prefijos “sub”, “supra” o “infra”: subphylum, superclase, subclase, infraclase, cohorte, superorden, suborden, infraorden, superfamilia, subfamilia, tribu, subtribu, subgénero y subespecie (Tabla 5-1).

En las categorías inferiores se mantienen las características presentes en los niveles superiores a los que pertenecen, por ej. en la descripción de una especie (hormiga) no es necesario reiterar las características que presentan como Hexápodos o Artrópodos.

Desde el punto de vista evolutivo los grupos de organismos pueden ser *monofiléticos*, abarcan al antecesor común y a todos los descendientes; *parafiléticos* incluyen al antecesor común y a parte de los descendientes o *polifiléticos* contienen a los descendientes de distintas líneas evolutivas sin incluir al antecesor común (Fig. 5-1)

Categoría	Ejemplo
Reino	Animalia
Phylum	Chordata
Subphylum	Vertebrata
Clase	Mammalia
Subclase	Eutheria
Orden	Primates
Familia	Hominidae
Género	<i>Homo</i>
Especie	<i>Homo sapiens</i>

Tabla 5-1. Ej de categorías taxónomicas de la especie humana

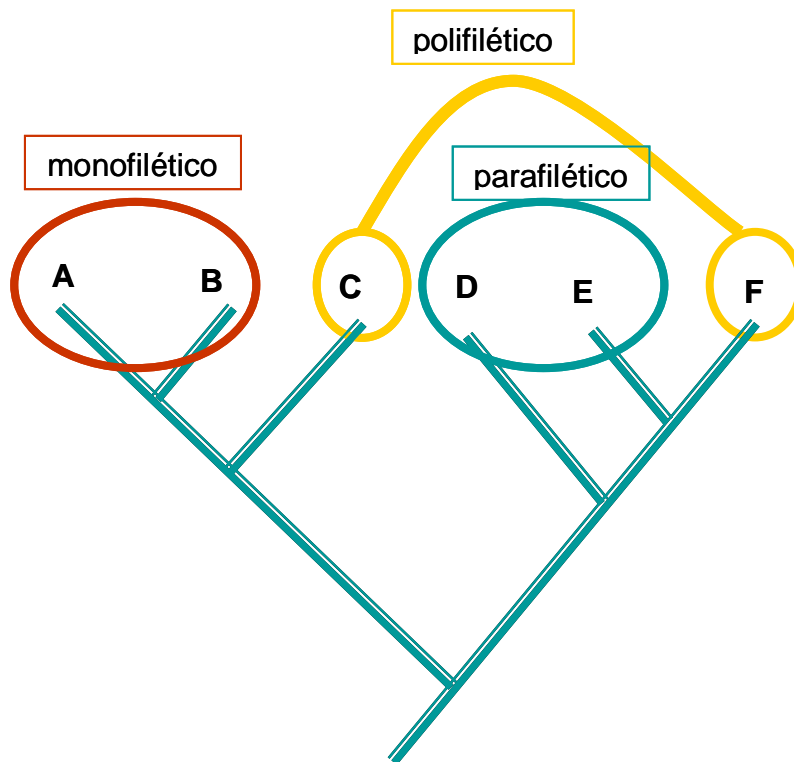
La escuela clasificatoria actual es la *Sistemática Filogenética* o *Cladística* que establece que:

Las clasificaciones deben reflejar las relaciones genealógicas de los grupos de organismos.

Los taxones que estudia deben ser *monofiléticos* o *clados*.

La reconstrucción filogenética se basa en el *Principio de Simplicidad* o *Parsimonia*, que establece que los cambios o transformaciones de los caracteres a lo largo del tiempo debe ser mínimo.

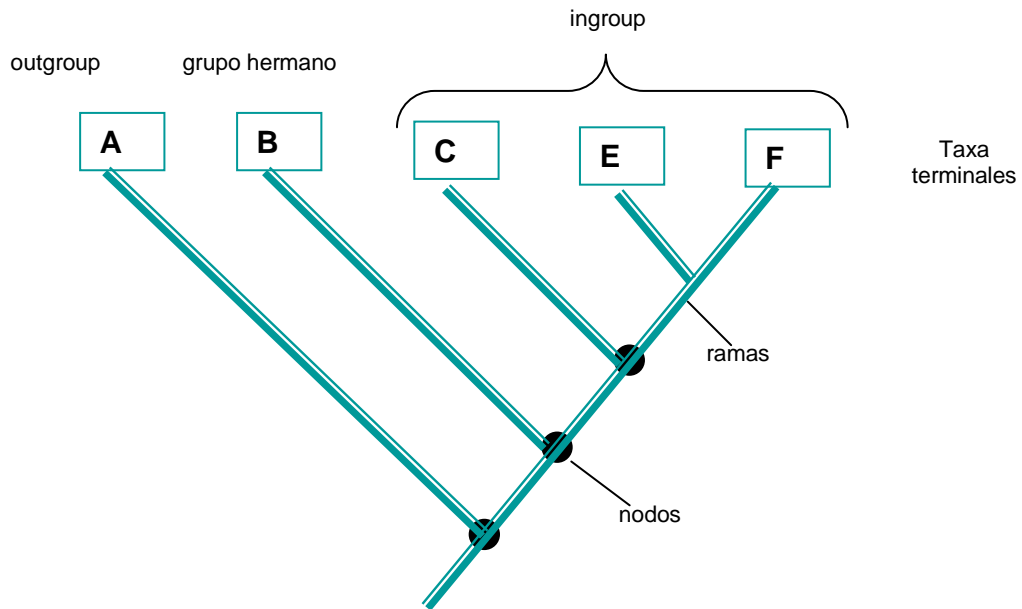
Fig. 5-1 Grupos monofiléticos, parafiléticos y polifiléticos



Las clasificaciones se representan a través de representaciones denominadas *cladogramas* (Fig. 5-2).

Los caracteres taxonómicos son los atributos que permiten distinguir los miembros de un taxón de otro taxón. Se los puede considerar como serie de transformaciones de un grupo a lo largo del tiempo evolutivo. Por eso, se pueden distinguir los caracteres primitivos o *plesiomórficos*, que aparecen primero y los derivados o *apomórficos*. Cuando son compartidos por dos o más taxones se denominan *simplesiomorfías* y *sinapomorfías* respectivamente. Otros caracteres son las *autapomorfías* que son exclusivos de en un único taxón, pero que no aportan información relevante para establecer clasificaciones biológicas (Fig. 5-3).

Fig. 5-2 Componentes de un cladograma



Para que los caracteres permitan reflejar las relaciones de parentesco deben ser *homólogos*, es decir, que tengan un mismo origen y aunque su función sea distinta. Por ej. el ala de un ave, la pata de un caballo y el miembro superior de un primate, todos ellos presentan una estructura similar formada por los mismos huesos modificados y sirven para volar, correr y trepar, respectivamente.

Los *análogos* tienen distinto origen y la misma función ej. el ala de una mariposa y el ala de un ave.

En la actualidad los taxónomos utilizan la mayor cantidad de fuentes de información disponible, además de las características morfológicas o corporales, para reconstruir la filogenia de los grupos, por eso existen muchos tipos de caracteres, tales como:

Morfológicos: internos, externos, embriológicos, citológicos, etc.

Fisiológicos: regulación de temperatura, respiración aeróbica-anaeróbica, tipos de hormonas, etc.

Cromosómicos: número, forma, tamaño de los cromosomas etc.

Moleculares proteicos: secuencias de aminoácidos, distancias inmunológicas, etc.

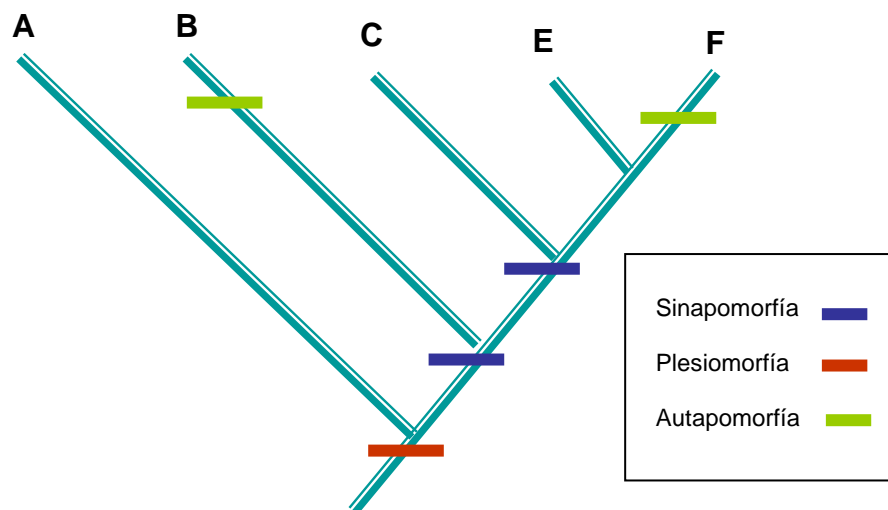
Moleculares del ADN: secuencias de bases de genes particulares (nucleares, mitocondriales o ribonucleares), datos obtenidos por técnicas de hibridación (PCR) del ADN o enzimas de restricción.

Ecológicos: preferencia de hábitat, especificidad de nicho ecológico, tipo de alimento consumido (herbívoro, carnívoro, omnívoro, etc.).

Etológicos: patrones de comportamiento particulares, mecanismos de defensa, de cortejo, etc.

Biogeográficos: patrones de distribución, relaciones de simpatría - alopatría.

Fig. 5-3 Tipos de caracteres



Nomenclatura zoológica

La Nomenclatura zoológica establece las reglas y principios generales que rigen la aplicación de los nombres científicos de los taxones. Las bases de la nomenclatura científica en Zoología, comienzan a partir de la publicación de la obra del botánico sueco Carlos Linneo, *Species Plantarum* y *Systema Naturae*, en 1753 y 1758, respectivamente. Para esta época, Linneo propuso el uso de la nomenclatura binominal para las especies. A partir de entonces fueron estableciéndose nuevas reglas, que en la actualidad, para los nombres de animales, se reúnen en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN).

Uno de los propósitos de la nomenclatura es lograr *estabilidad* y *universalidad* de los nombres, de tal manera que, cada uno sea único y distintivo. Los nombres son siempre palabras latinas o latinizadas en caso que deriven de otro idioma.

Los nombres de los *géneros* se forman con una palabra: el *epíteto genérico*, en mayúscula y que debe escribirse en *itálica* o *subrayado*. Desde el punto de vista gramatical son sustantivos en singular que pueden ser *femeninos*, con terminaciones *a*, *is* o *ia*; *masculinos*, con terminaciones *us* o *er*; o *neutros*, con terminación *um*. Ej. *Uca*, *Solenopsis*, *Myrmecia*, *Thomisus*, etc.

Existen otras terminaciones dependiendo del idioma de origen del nombre, ej. *Andropogon* (griego).

Los nombres de las *especies* se forman con dos palabras: el *epíteto genérico*, en mayúscula y el *epíteto específico*, en minúscula, que deben escribirse en *itálica* o *subrayados*. Los epítetos específicos son en general adjetivos que deben concordar con el epíteto genérico en su género gramatical. Ej. *Felis leo*, *Gorilla gorilla*, *Myrmecia mandibularis*, etc.

El nombre del subgénero se escribe a continuación del género y entre paréntesis. Ej. *Mytilus (Mytilus) edulis*

El nombre de la subespecie es trinominal y se forma con el nombre de la especie más el epíteto subespecífico en minúscula. Ej. *Capra aegagrus hircus*. Ambos nombres deben escribirse en itálica o subrayados.

Los nombres de los taxones superiores a la categoría de género, se forman con una sola palabra en mayúscula, que gramaticalmente corresponden a un sustantivo en plural. Estos nombres no se escriben ni en itálica ni subrayados. Existen algunas terminaciones formadas por sufijos establecidas por el CIZN (Tabla 5-2).

El autor de un nombre científico es aquel que lo publica primero junto con la descripción del mismo y a partir del año 2000, la designación de un *holotipo*, que se define como el ejemplar utilizado por el autor para realizar la descripción del taxón. En caso de que el autor hubiera utilizado más ejemplares, estos constituyen los *paratipos*, y el ejemplar de sexo opuesto al del holotipo se conoce como *alotipo*. El material tipo (holotipos, alotipos y paratipos) se deben depositar en Museos o Instituciones Públicas para facilitar su estudio a otros especialistas.

Categoría	Sufijo
Superfamilia	oidea
Familia	idae
Subfamilia	inae
Tribu	ini
Subtribu	ina

Tabla 5-2. Sufijos utilizados en categorías superiores a género

Cuando se desea citar el autor de un nombre científico, este se escribe a continuación del nombre, sin signos de puntuación. Si se necesitan otros datos (fechas, etc.) se escriben después del autor separado por coma o paréntesis.

Ej. *Primatus* Linneo, 1758 o *Primatus* Linneo (1758)

Según el principio de Prioridad el primer nombre científico correctamente publicado (con su descripción y material tipo) es considerado válido. El resto de los nombres publicados posteriormente, se consideran *sinónimos* y no deben utilizarse. En Zoología tampoco se consideran disponibles los nombres anteriores a 1758.

Puede darse que existan *homónimos*, es decir nombres idénticos para distintos taxones de un mismo reino. Como el Código de Nomenclatura admite un único nombre válido, este será el más antiguo, por el principio de Prioridad. El resto de los homónimos deberán ser reemplazados por nombres nuevos.

Ej. *Noctua* Linneo 1758 (Insecta) y *Noctua* Gmelin 1771 (Aves), el válido es el primero de 1758.

Cuando una especie es transferida a otro género, distinto de aquel en que fue descripta, se origina una nueva combinación y el autor del nombre específico se conserva entre paréntesis.

Ej. *Distoma hepaticum* Linneo, 1758

Fasciola hepatica (Linneo, 1758)

El CIZN permite que en el nombre de una especie el epíteto genérico y específico sea el mismo. Esto se conoce como *Tautonimia*. Ej. *Vulpes vulpes* (Linneo), *Bison bison* (Linneo).

Características de los animales

Los animales son heterótrofos multicelulares que cuentan con varias características entre ellas:

Diversidad: los animales son diversos en forma y tamaño. Son más numerosos en los ambientes acuáticos que en los terrestres. Entre los grupos más numerosos se destacan los Artrópodos (insectos, crustáceos, arácnidos), Moluscos (caracoles, bivalvos) y Cordados (vertebrados).

Carecen de paredes celulares: las células animales no presentan pared celular rígida, y son generalmente bastante flexibles. Estas se especializan formando tejidos, órganos y sistemas.

Movilidad: la posibilidad de desplazamiento, es quizás, la característica más notoria de los animales, relacionada con la flexibilidad celular y el desarrollo del sistema nervioso y músculos. El tipo de locomoción exclusiva de los animales es el vuelo, que apareció en distintos grupos, principalmente insectos y vertebrados.

Reproducción sexual: la mayoría de los animales se reproduce sexualmente. Por procesos de gametogénesis se originan las gametas haploides, que al unirse en la fecundación restablecen el número diploide de cromosomas en el huevo o cigota que dará origen a un nuevo individuo.

Desarrollo embrionario: los animales presentan un patrón similar de desarrollo embrionario. Este comienza a partir del *huevo* o *cigota*, que sufre una serie de divisiones mitóticas que lo transforman en la *mórula*, que corresponde a una masa maciza de blastómeras. Luego estas últimas se distribuyen en la periferia y constituyen el estadio de blástula,

que presenta en su interior a la cavidad primaria del cuerpo o *blastocel*. Luego se forman las tres capas embrionarias, ectodermo, endodermo y mesodermo que originan la *gástrula*. Si bien todos responden a este patrón de desarrollo, los detalles difieren en los distintos grupos.

Existen muchas hipótesis que establecen las relaciones genealógicas entre los distintos grupos animales. A continuación se presenta un cladograma que resume los trabajos de Giribet *et al.* (2007) y Valentine (2004), que establecen que el Reino Animal es monofilético y reconocen cuatro clados principales: los Coanoflagelados (Choanozoa), Parazoa (Clado 2), Radiata (Clado 4), y Bilateria (Clado 5). Aquí, el Bilateria se separa en Deuterostomata (Clado 6) y Protostomata (Clado 7). Los Protostomos se dividen además en Ecdysozoa (Clado 8), el Platyzoa (Clado 10), y el Lophotrochozoa (Clado 11).

Fig. 5-4. Cladograma del Reino Animalia

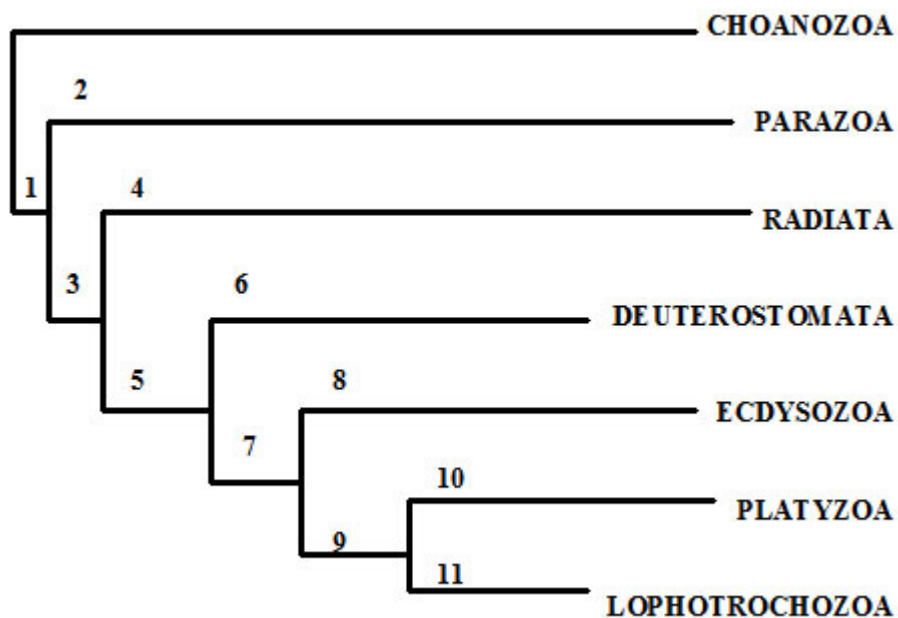


Figura tomada de <http://comenius.susqu.edu/biol/202/animals/clades.htm>

Clado 1. Metazoa: desarrollo a partir de una blástula, ciclo de vida sencillo con meiosis gamética.

- Clado 2. Parazoa: nivel de organización tisular. (Phyllum Porifera)
- Clado 3. Organismos con nivel de organización de órganos, con desarrollo determinado y 2 o 3 capas de tejido.
- Clado 4. Radiata: diploblásticos, por lo general con simetría radial. (Phyllum Cnidaria)
- Clado 5. Bilateria: triploblasticos, normalmente bilateralmente simétricos. Desarrollo animal a partir de una gástrula que forma un intestino, mesoderma, y cavidad corporal.
- Clado 6. Deuterostomos: el blastoporo se convierte en el ano. (Phyllum Echinodermata y Phyllum Chordata)
- Clado 7. Protostomos: el blastoporo se convierte en la boca.
- Clado 8. Ecdysozoa: animales que mudan. (Phyllum Arthropoda y Phyllum Nematoda)
- Clado 9. Spiralia: protostomos con segmentación espiral.
- Clado 10. Platyzoa: en su mayoría animales en los que el blastocelo se convierte en la cavidad del cuerpo, acelomados. (Phyllum Plathelminthes)
- Clado 11. Lophotrochozoa: animales que tienen una larva trocófora, algunos con lóforo. (Phyllum Mollusca, Phyllum Annelida, Phyllum Brachiopoda, Phyllum Briozoa)

GLOSARIO

Ácidos grasos: subunidades constituyentes de los lípidos.

Ácidos nucleicos: son cadenas largas de nucleótidos.

Adhesión: capacidad de las moléculas de agua de unirse a superficies polares.

Acido desoxirribonucleico o ADN: un tipo de ácido nucleico que regula la actividad celular y constituye el archivo de la información genética de los organismos.

Acido ribonucleico o ARN: ácidos nucleicos que intervienen en el proceso de síntesis de proteínas.

Aminoácidos: son los componentes estructurales de las proteínas.

Amortiguadores o buffers: sustancias con capacidad de captar o liberar iones hidrógeno (H^+).

Anagénesis o cambios filéticos: proceso evolutivo en el que las especies se reemplazan unas a otras a lo largo del tiempo.

Anión: ión con carga eléctrica negativa.

Anticodón: triplete de bases nitrogenadas que se encuentra en el ARNt y es complementario del codón presente en el ARNm.

Átomo: es la menor porción de materia existente.

Autótrofos: organismos capaces de sintetizar compuestos orgánicos ricos en energía, a partir de otros más simples.

Bases nitrogenadas: componentes de los ácidos nucleicos, pueden ser púricas o pirimídicas.

Bauplan: base estructural, arquitectónica y funcional del diseño corporal de un animal.

Carbohidratos: compuestos orgánicos formados por carbono, hidrógeno y oxígeno

Categorías taxonómicas: niveles o rangos subordinados de una clasificación biológica.

Catión: ión con carga eléctrica positiva.

Cladogénesis: proceso evolutivo en el que surgen especies a partir de un antecesor común que se diversificó de manera gradual.

Cladograma: representación gráfica de las clasificaciones biológicas propuesta por la Cladística.

Clasificar: agrupar a los organismos, de acuerdo a sus atributos o caracteres en común, y que a su vez permitan diferenciarlos de los miembros de otros grupos.

Coacervados: macromoleculares coloidales, con forma de esferas y huecas, precursoras de los primeros organismos vivos.

Código Genético: conjunto de reglas que define la traducción de secuencias de nucleótidos del ARN a secuencias de aminoácidos en una proteína.

Codón: triplete de bases nitrogenadas que se encuentra en el ARNm y es complementario del anticodón presente en el ARNt.

Cohesión: capacidad de las moléculas de agua de interactuar entre sí.

Compuestos inorgánicos: son los que no presentan carbono en su constitución.

Compuestos orgánicos: son los que no presentan un esqueleto de carbono más algún grupo funcional.

Cromosomas: estructuras formadas por ADN e histonas, altamente condensadas, visibles durante la división celular.

Cronoespecies: especies que aparecen de manera sucesiva a lo largo del tiempo evolutivo por procesos de anagénesis.

Deriva génica: proceso por el cual varían las frecuencias alélicas en las poblaciones a lo largo del tiempo.

Desnaturalización: proceso por el cual una proteína pierde su estructura secundaria o terciaria por efecto del calor, rayos ultravioletas, ácidos etc.

Disacáridos: hidratos de carbono formados por dos moléculas de azúcares.

Electrón: partícula subatómica con carga eléctrica negativa.

Energía: la capacidad de realizar trabajo.

Enlaces peptídicos: uniones covalentes entre los aminoácidos que forman las proteínas.

Enlaces químicos: fuerzas de atracción entre los átomos que forman las moléculas

Entrecruzamiento o crossing over: intercambio de fragmentos entre cromosomas homólogos.

Enzimas: proteínas catalizadores que aceleran las reacciones químicas sin ser modificados.

Especiación: es el proceso por el cual surgen nuevas especies a partir de especies ancestrales.

Especie: grupo de poblaciones naturales, interfértiles, genéticamente similares y aisladas reproductivamente de las demás.

Esteroides: lípidos formados por cuatro anillos de carbono que funcionan como hormonas.

Fijismo: teoría que sostiene la inmutabilidad de las especies a lo largo del tiempo evolutivo.

Fosfolípidos: una clase de lípido que forma las membranas celulares.

Flujo génico: intercambio de genes entre poblaciones que puede introducir nuevos alelos o variar la frecuencia de los mismos en una población.

Grasas insaturadas: lípidos formados por ácidos grasos que presentan dobles enlaces entre sus átomos de carbono.

Grasas saturadas: lípidos formados por ácidos grasos que presentan enlaces simples entre sus átomos de carbono.

Glicerol: molécula componente de los lípidos formada por tres carbonos unidos a grupos hidroxilos.

Grupo funcional: conjunto de átomos que se encuentran formando parte de la mayoría de los compuestos orgánicos.

Grupo monofilético: el que abarcan al antecesor común y a todos los descendientes.

Grupo parafilético: el que incluye al antecesor común y a parte de los descendientes.

Grupo polifilético: el que contienen a los descendientes de distintas líneas evolutivas sin incluir al antecesor común.

Heterótrofos: organismos que incorporan moléculas orgánicas, que degradan para obtener energía y componentes estructurales

Hidrofílico: que tiene afinidad por el agua.

Hidrófobo: que no tiene afinidad por el agua.

Hidrólisis: reacciones químicas que mediante la presencia de agua pueden romper las grandes moléculas orgánicas en sus subunidades

Holotipo: ejemplar utilizado por el autor de un nombre científico para realizar la descripción del taxón.

Homónimos: nombres científicos idénticos para distintos taxones de un mismo reino.

Ión: átomo cargado eléctricamente.

Isótopos: átomos de un mismo elemento que tienen igual número de protones pero difieren en la cantidad de neutrones.

Macroevolución: proceso evolutivo que se produce a nivel de las especies o de los taxones supraespecíficos.

Materia: es todo lo que ocupa un lugar en el espacio y tiene masa.

Metabolismo: conjunto de reacciones químicas que se llevan a cabo en las células.

Metamería: es la división del cuerpo de un animal en segmentos.

Microevolución: proceso evolutivo que se produce a nivel de las poblaciones.

Molécula: es la menor porción de una sustancia que puede encontrarse en forma libre y estable.

Monómeros: subunidades formadoras de las grandes cadenas de compuestos orgánicos.

Monosacáridos: hidratos de carbono formados por una sola molécula de azúcar.

Mutaciones génicas o puntuales: son las que se producen cuando se altera la secuencia de bases nitrogenadas de los genes

Mutaciones cromosómicas: cambios en algunos segmentos de los cromosomas.

Mutaciones genómicas: cambios que afectan al número de cromosomas

Neutrón: partícula subatómica sin carga eléctrica que se ubica en el núcleo del átomo.

Nucleótidos: son compuestos formados por un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos o pentosa y una base nitrogenada.

Número atómico (Z): cantidad de protones presentes en el núcleo atómico.

Número másico (A): cantidad de protones y neutrones presentes en el núcleo atómico.

Orbital: zona alrededor del núcleo donde existe una alta probabilidad de encontrar un electrón.

Péptidos: cadenas cortas de aminoácidos.

Polímeros: grandes cadenas de monómeros.

Polipéptidos: cadenas largas de proteína formadas por 50 o más aminoácidos.

Polisacáridos: hidratos de carbono formados por muchos azúcares.

Polisomas: ribosomas asociados que se ubican en el citoplasma celular y se encargan de sintetizar proteínas estructurales.

Proteínas: polímeros de aminoácidos.

Protón: partícula subatómica con carga eléctrica positiva que se ubica en el núcleo del átomo.

Radiación adaptativa: es una combinación de procesos de cladogénesis intensa más cambios filéticos que origina una diversificación repentina de algún taxón.

Reacciones endergónicas: son las que requieren energía para realizarse.

Reacciones exergónicas: son las que liberan energía cuando se producen.

Replicación o autoduplicación: proceso de duplicación del ADN antes de la división celular, que asegura la transmisión de los caracteres hereditarios.

Selección natural: mecanismo de acción de la evolución que origina la supervivencia y/o reproducción diferencial de unas variantes genéticas, respecto a otras.

Simetría: consiste en el arreglo espacial que presentan las partes componentes de un organismo.

Sinónimos: nombres científicos distintos dados a un mismo taxón.

Síntesis por deshidratación: reacciones químicas que generan agua como subproducto.

Soluciones: mezclas formadas por dos o más componentes indistinguibles.

Soluciones ácidas: soluciones donde la concentración de iones hidrógenos (H^+) supera a la de hidróxidos (OH^-).

Soluciones básicas: soluciones donde la concentración de iones hidróxidos (OH^-) supera a la de hidrógenos (H^+).

Splicing: proceso de eliminación de los intrones (porciones no codificantes) y unión de los exones (porciones codificantes) del ARN transcrito primario.

Sustancia compuesta: es la formada por dos o más átomos diferentes.

Sustancia simple: es la formada por un único tipo de átomo.

Taxón: grupo de organismos que pertenece a una determinada categoría taxonómica.

Transcripción: proceso a partir del cual el ADN transfiere su información en ARN y a través de éste, regula la síntesis de proteínas.

Triglicéridos: lípidos formados por una molécula de glicerol y tres ácidos grasos.

BIBLIOGRAFÍA

Audesirk, T., G. Audesirk y B. Byers. 2008. Biología. La vida en la Tierra. 8va ed. Pearson Education. DF, México.

Brusca, R.C. y G.J. Brusca. 2005. Invertebrados. 2da ed. McGraw Hill/ Interamericana. Madrid, España.

Campbell, N. y J. Reece. 2007. Biología. 7ma. ed. Médica Panamericana. Buenos Aires, Argentina.

Curtis, H., N. S. Barnes, A. Schnexk, G. Flores y A. Massarini. 2008. Biología. 7ma. ed. Médica Panamericana. Buenos Aires, Argentina.

De Robertis, E. y E. De Robertis. 1994. Biología celular y molecular. El Ateneo. Buenos Aires, Argentina.

Giribet, G., C. W. Dunn, G. D. Edgecombe, and G. W. Rouse. 2007. A modern look at the Animal Tree of Life. Zootaxa. 1668: 61-79.

Hickman, Roberts, Larson. I'Anson y Eisenhour. 2006. Principios Integrkales de Zoología. 13ra ed. Mc Graw Hill/ Interamericana. Madrid, España.

Lanteri, A. y M.M. Cigliano. 2004. Sistemática Biológica: fundamentos teóricos y ejercitaciones. Edulp. La Plata, Argentina.

Lehninger, A.L., D.L. Nelson y M.M. Cox. 2001. Principios de Bioquímica. 3ra ed. Omega S.A. Barcelona, España.

Miller, S.A. y J.P. Harley. 2005. Zoology, 6th ed., Mac Graw Hill/ Interamericana. New York, USA.

Raven, P. y G. Jhonson. 2002. Biology. 6th ed. McGraw-Hill Higher Education. Boston, USA.

Solomon, E., Berg L.R., Martin D.W. y C. Ville. Biología. Mc Graw-Hill/ Interamericana. DF, México.

Valentine, J. W. 2004. The Origin of Phyla. University of Chicago Press. Chicago. 614 pp.

Villee C. A. 1996. Biología, 8va. ed. Mc Graw-Hill/ Interamericana. DF, México.

LOS AUTORES

Andrea Armendano, Doctor en Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (FCNyM- UNLP). Docente Investigador de la FCNyM. Docente de la Cátedra de Zoología General y de la Cátedra de Introducción a la Taxonomía (FCNyM- UNLP). Área de interés: Biodiversidad de Araneae de agroecosistemas y áreas naturales (Artrópoda).

Alda González, Doctor en Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (FCNyM- UNLP). Directora del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE) (CONICET- UNLP). Investigador del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Profesor Titular de la Cátedra de Zoología General (FCNyM- UNLP). Área de interés: Ecología de Arácnidos.

Sergio Martorelli, Doctor en Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (FCNyM- UNLP). Investigador del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Profesor Asociado de la Cátedra de Zoología General (FCNyM- UNLP). Área de interés: Parásitos y patógenos de interés comercial y ecológico en humedales costeros.